

University of Groningen

Microphonische labyrinth-effecten bij de duif

Vrolijk, Johannes Martinus

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

1951

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Vrolijk, J. M. (1951). *Microphonische labyrinth-effecten bij de duif*. [, Rijksuniversiteit Groningen]. [S.n.].

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

MICROPHONISCHE
LABYRINTH-EFFECTEN BIJ
DE DUIF

J. M. VROLIJK

MICROPHONISCHE LABYRINTH-
EFFECTEN BIJ DE DUIF

MICROPHONISCHE LABYRINTH-EFFECTEN BIJ DE DUIF

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD VAN
DOCTOR IN DE GENEESKUNDE AAN DE
RIJKS-UNIVERSITEIT TE GRONINGEN, OP
GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS
DR. M. J. SIRKS, HOOGLERAAR IN DE
FACULTEIT DER WIS- EN NATUUR-
KUNDE, TEGEN DE BEDENKINGEN VAN
DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE
TE VERDEDIGEN OP WOENSDAG
17 JANUARI, DES NAMIDDAGS
TE 4 UUR

DOOR

JOHANNES MARTINUS VROLIJK

ARTS

GEBOREN TE BUITENZORG

STELLINGEN.

I.

Herhaald histologisch onderzoek volgens *Gluckmann* dient het richtsnoer te zijn bij radio-therapeutische behandeling van kanker.

II.

Wanneer een neusbijholte op de röntgenopname gesluierd is, terwijl deze bij transilluminatie normaal lijkt, bevat deze helder vocht.

III.

Afzonderlijke resectie van het lingulasegment van de linker bovenkwab is zonder nauwkeurig voorafgaand bronchographisch onderzoek onverantwoord.

IV.

Bij patiënten met fluor albus, pruritis vulvae of colpitis zoeke men steeds naar schimmels.

V.

Het is ongewenst de penicilline therapie van syphilis als algemene routinebehandeling te gebruiken.

VI.

Bij de behandeling van maagzweren met succus liquiritiae dient de bloeddruk regelmatig gecontroleerd te worden.

VII.

Bij de diagnostiek van hersengezwellen kunnen psychische verschijnselen van doorslaggevend belang zijn.

VIII.

Bij de behandeling van meningitis tuberculosa is het streptomycine te verkiezen boven het dihydrostreptomycine.

IX.

De moderne anaesthesist behoort een geoefend bronchoscopist te zijn.

AAN MIJN OUDERS
AAN MIJN VROUW

VOORWOORD.

Het verschijnen van dit proefschrift biedt mij in de eerste plaats de gelegenheid U, Hoogleraren, oud-Hoogleraren en Docenten van de Medische Faculteit te Amsterdam, mijn erkentelijkheid te betuigen voor het genoten onderwijs.

Niet minder dankbaar ben ik voor het vele, dat ik van U, Hoogleraren en Docenten van de Groninger Universiteit, mocht leren.

Hooggeleerde Huizinga, Hooggeachte Promotor, U in het bijzonder ben ik zeer veel dank verschuldigd. De wijze waarop Gij Uw assistenten opleidt in het specialisme der keel-neus-oorheelkunde, dwingt grote bewondering af. Gij staat met Uw brede kijk op de geneeskunde en met Uw grote vaardigheid steeds klaar om een ieder te helpen. De zeer prettige geest in Uw kliniek vindt in Uw persoonlijkheid zijn oorsprong.

In hoge mate heb ik mogen profiteren van Uw grote kennis van de labyrinth-fysiologie en van Uw belangrijke ervaring op experimenteel gebied.

Hooggeleerde de Vries, zonder Uw belangrijke steun was het niet mogelijk geweest dit onderzoek te verrichten. Gij stond dag en nacht klaar om de vele problemen, die zich voordeden, met mij op te lossen.

Zeergeleerde Bleeker, dat Uw onderzoekingen het uitgangspunt vormden voor de mijne, vindt zijn oorzaak in het enthousiasme, waarmee Gij mij hebt weten in te leiden in de wereld van de microphonische effecten.

Zeergeleerde Huizing, hetgeen ik van U mocht leren op het gebied van de audiologie gedenk ik met grote erkentelijkheid.

Zeergeleerde Smelt, veel, van hetgeen ik in de Groninger kliniek mocht leren, dank ik aan U. Gij waart het, die de assistenten bij moeilijkheden steeds terzijde stondt.

Mede-assistenten en zusters, ook U hebt veel betekend bij mijn opleiding. De bijzonder prettige samenwerking met U zal mij steeds in het geheugen blijven.

U, zeer geachte mejuffrouw de Groot, en U, zeer geachte mejuffrouw Martini, ben ik zeer erkentelijk voor het vele werk, dat ge voor mij hebt willen verrichten.

Zeer geachte Volckmann en zeer geachte Kuitert, ook Uw hulp en morele steun waren bij de bewerking van dit proefschrift onontbeerlijk. U beiden ben ik zeer veel dank verschuldigd.

Tenslotte moge ik allen, die verder aan het tot stand komen van dit proefschrift hebben medegewerkt, mijn hartelijke dank betuigen.

INHOUD.

	blz.
INLEIDING	1

HOOFDSTUK I.

Bespreking en beschouwing van een aantal voor ons onderzoek van belang zijnde labyrinth-reacties.

1. Inleiding	2
2. Microphonische effecten	2
A. van de pars inferior labyrinthi	2
B. van de pars superior labyrinthi	5
3. Theorieën over de oorsprong van een microphonisch effect	9
4. De Tullio-reactie	11
5. Overwegingen van belang voor ons eigen onderzoek	13
6. Doelstelling	17

HOOFDSTUK II.

De anatomie van het gehoororgaan van de duif, de operatietechniek en de gebruikte apparatuur.

1. De anatomie in verband met de te verrichten operaties	19
2. Ingrepen aan het duivenlabyrinth	21
3. Narcose	24
4. Apparatuur	24

HOOFDSTUK III.

Eigen onderzoek.

1. Inleiding	32
2. Het vestibulum-effect	33
A. Protocollen	33
B. Opgedane ervaringen en conclusies	35
3. Het crista-effect	39
A. Inleiding	39

B.	Protocollen	40
C.	Nadere opmerkingen over het „solitaire” crista-effect	42
D.	Microscopie van drie duivenlabirynthen . . .	42
E.	Conclusies	44
4.	Andere manifestaties van het crista-effect . . .	45
A.	Protocollen	46
B.	Bespreking van de opgedane ervaringen . . .	48
5.	Vorm van de vestibulum- en de crista-effect curven	49

HOOFDSTUK IV.

Phase verhoudingen.

I. Inleiding, literatuur en beschouwingen.

1.	Inleiding	51
2.	Phaseverhoudingen tussen prikkel en cochlea-effect	54
3.	Hoe gedraagt de crista zich in een bepaalde phase van de prikkel?	55
4.	Electrische labyrinthprikkeling	58
5.	Vroegere experimenten over phaseverhoudingen tussen crista-effect en prikkel	60

II. Eigen onderzoek.

6.	Het cochlea-effect	62
7.	Het utriculus-effect	66
8.	Het crista-effect (proeven met verschilcurven) . .	67
9.	De solitaire crista	75

SAMENVATTING	79
------------------------	----

SUMMARY	82
-------------------	----

RÉSUMÉ	85
------------------	----

ZUSAMMENFASSUNG	88
---------------------------	----

LITERATUURLIJST	92
---------------------------	----

INLEIDING.

De onderzoekingen van *Bleeker* en *de Vries* over microphonische effecten in het vestibulaire gedeelte van het labyrint van de duif, beschreven in het proefschrift van eerstgenoemde, hebben een nieuw arbeidsveld over de physiologie van het labyrint geopend. Zoals reeds door hen zelf is aangegeven, bleven er een aantal vragen onopgelost, die een nader onderzoek noodzakelijk maakten. Verder dienden naar aanleiding van de theorie van *de Vries* over het mechanisme van energie-overdracht in het labyrint, enige nieuwe metingen te worden verricht. De bedoeling van dit proefschrift was om, steunend op de bij *Bleeker's* proeven opgedane ervaringen, deze onderzoekingen voort te zetten.

Hoofdstuk I bevat een korte bespreking van enkele labyrint-reacties en theoretische beschouwingen over deze reacties.

Hoofdstuk II behandelt de anatomie van het duivenoor, de operatietechniek en de gebruikte apparatuur.

In Hoofdstuk III worden de ervaringen, die wij opdeden bij onze proefnemingen in aansluiting aan de doelstellingen in Hoofdstuk I, besproken.

Hoofdstuk IV beschrijft onze phasemetingen na een inleiding, waarin o.a. gebruik wordt gemaakt van de bevindingen in Hoofdstuk III.

HOOFDSTUK I.

BESPREKING EN BESCHOUWING VAN EEN AANTAL VOOR ONS ONDERZOEK VAN BELANG ZIJNDE LABYRINTHREACTIES.

§ 1. Inleiding.

Het labyrinth is een zeer ingewikkeld orgaan met verschillende zintuigvlekken. Feitelijk bevat het twee organen: één voor het gehoor en één voor het evenwicht. Op velerlei wijzen heeft men getracht, en is men nog bezig, de werking van de verschillende onderdelen te leren begrijpen. In de laatste jaren heeft vooral de electrophysiologie, het afleiden van de actiestromen en de microphonische effecten, ons inzicht belangrijk verdiept. Wij hebben ons hoofdzakelijk bezig gehouden met de microphonische effecten. In dit hoofdstuk willen wij daarom een beschrijving geven van hetgeen reeds bekend is over deze electriche effecten en de theorieën daarover. Bovendien bespreken wij de *Tullio*-reactie, voordat wij de eigen ervaringen vermelden.

§ 2. Microphonische effecten.

Bedenken wij welke microphonische effecten bekend zijn, dan doen wij dit het overzichtelijkst door systematisch de verschillende labyrinth-onderdelen na te gaan.

A. *Van de pars inferior labyrinthi.*

I. *Van de cochlea.*

Zoals wij in *Bleeker's* proefschrift zien, hebben zich vele onderzoekers intens bezig gehouden met het microphonische cochlea-effect. Daar *Bleeker* uitvoerig op de resultaten van deze onderzoeken is ingegaan, zullen wij slechts kort samenvatten, wat hierover langzamerhand algemeen aanvaard is. Nadat *Wever* en *Bray* in 1930 bij gedecerebreerde katten van de vrijgelegde gehoorzenuw

potentiaalschommelingen konden afleiden, als men deze proefdieren aan geluid blootstelde, hebben vele onderzoekers zich met dit merkwaardige phenomeen bezig gehouden. Aanvankelijk dacht men te maken te hebben met actiestromen van de gehoorzenuw. Reeds spoedig bleek echter, dat deze veronderstelling niet houdbaar was door het volkomen afwijkende karakter, dat deze spanningswisselingen vertoonden ten opzichte van de bekende actiestromen, afgeleid van andere sensibele zenuwen. Het zogenaamde verschijnsel van *Wever en Bray* werd door *Davis en Saul* (1931-32) ontleed in twee componenten:

- a. werkelijke actiestromen, alleen van de achtste hersenzenuw en haar centrale banen afleidbaar.
- b. potentiaalwisselingen, die overal in de buurt van de cochlea waren af te leiden, met de grootste uitslagen aan het ronde venster.

Deze twee componenten bleken van fundamenteel verschillend karakter te zijn wat betreft frequentie, phase en golfvorm. De potentiaalwisselingen, van cochlea en omgeving afleidbaar, werden voortaan *microphonisch cochlea-effect* genoemd.

Als typische eigenschappen van dit effect kwamen door de onderzoekingen van *Davis, Derbyshire, Lurie, Saul* (1934) en anderen naar voren:

- a. Het effect is (zoals boven reeds gemeld) afleidbaar van vele plaatsen op en in de omgeving van de cochlea.
- b. Het is afhankelijk van een intact orgaan van *Corti* (*Howe en Guild*), doch onafhankelijk van de zenuwbanen, die van het gehoororgaan centraalwaarts lopen (*Guttman en Barrera*). *Culler* vond bij *caviae*, dat hoge frequenties speciaal aan de basis, lage meer aan de top van het slakkenhuis, de grootste effecten opleverden.
- c. De golfvorm van het cochlea-effect is een reproductie van die van het gepresenteerde geluid, dat hierbij als prikkel dient. De frequentie van beide is dus gelijk, terwijl bovendien iedere nuance van de prikkel (twee tonen tegelijk bijvoorbeeld) in het microphonische effect is terug te vinden.
- d. De luidheid van het geluid, aan het oor gepresenteerd, staat in ongeveer lineair verband met de grootte van de potentiaalschommelingen, zolang de amplitudo klein is. Bij grotere

intensiteiten treedt een zekere verzadigingstoestand van het elektrische effect op.

- e. De latente periode voor het effect is van de orde van 0,1 m.sec., terwijl die van actiepotentialen van de gehoorzenuw ± 1 m.sec. bedraagt.

Davis, Gernandt en Riesco-MacLure hebben kort geleden (1950) aangetoond, dat op de cochlea (o.a. aan het ronde venster) behalve microphonische toch actie-potentialen gemeten kunnen worden. Deze gingen bij grotere intensiteiten (30 db boven actie-potentiaaldrempel) of hogere frequenties van het geluid (boven ± 800 tr./sec.) geheel schuil onder de microphonische potentialen. De genoemde onderzoekers konden de actiepotentialen elimineren door het proefdier met chinine in te spuiten (250 mgr. chinine per kg. lichaamsgewicht). Het microphonische effect ondervond hiervan bijna geen invloed, terwijl de zenuwactiviteit werd uitgeschakeld. De microphonische spanningswisselingen waren in het gemengde effect te elimineren met „contra”-spanningswisselingen van gelijke grootte en frequentie doch omgekeerde phase. Geheel was dit niet mogelijk, doordat het effect van de boventonen op deze wijze niet te elimineren was. Door het afwisselend „uitzeven” van microphonische dan wel actie-potentialen uit het verkregen elektrische effect kon men een, weliswaar niet geheel zuiver, beeld krijgen van de invloed van elk dezer factoren. Dat de vele onderzoekers, die zich eerder met het microphonische effect bezighielden, evenals *Bleeker* en wij, bijna niets van de actiepotentialen bemerkten, ligt in de grotere intensiteiten van het geluid, die gebezigd werden. Overigens hebben velen (ook *van Eyck* en wij) gezien, dat bij frequenties beneden de 1000 Hz het cochlea-effect dikwijls geen zuivere sinus op het oscillograaphscherm te zien gaf. Dikwijls zat er ergens een knikje in de sinus, dat mogelijk aan zenuwontladingen te wijten was.

II. *Van de sacculus.*

Ashcroft en *Hallpike* hebben in 1934 bij de kikker van de nervus sacularis vlak bij de macula sacculi potentiaalschommelingen afgeleid, indien op het steunapparaat van dit proefdier trillingen werden overgebracht. Het bleek, dat de sacculus

reageerde met spanningswisselingen van dezelfde frequentie als die van de mechanische trilling (tenminste tot een frequentie van 500 Hz). Een soort „beengeleiding” moet deze trilling naar de sacculus hebben gevoerd. Men meende hier met actiestromen van de nervus sacularis te doen te hebben. Na de onderzoeken van *Zotterman*, *Löwenstein* en *Roberts*, en *Ledoux* is echter gebleken, dat dit elektrische effect als een microphonisch effect van de macula sacculi moet worden beschouwd. Het bleek namelijk, dat deze spanningswisselingen zeer snel in grootte afnamen, indien men de electrode verder van de macula op de zenuw plaatste. De actiepotentialen, die aanvankelijk onder het microphonische effect „schuil” gingen, waren dan pas goed meetbaar.

Ook *Adrian*, *Craik* en *Sturdy* (1938) toonden bij de kikker aan, dat er microphonische spanningswisselingen zijn af te leiden van de macula sacculi. *Zotterman* (1943) kon vaststellen, dat van de sacculus van een beenvis microphonische potentialen zijn af te leiden. *Löwenstein* en *Roberts* (1948) werkten met de rog (*raja clavata*), waarbij zij microphonische effecten verkregen van de macula lagena en van de sacculus.

B. *Van de pars superior labyrinthi.*

Pumphrey (1939) beschreef een microphonisch effect van de macula utriculi bij de baars, de zeelt en de voorn, van dezelfde orde van grootte als het reeds bekende sacculus- en lagena-effect bij vissen. Hij kon na toedienen van sterk geluid dus spanningswisselingen afleiden vanuit de *pars superior* van het labyrinth. Aanvankelijk gebeurde dit met een concentrische electrode op de utriculus van een normaal vissenlabyrinth. Later ook bij vissen, waarbij sacculus en lagena waren geëxstirpeerd, met een electrode in het vestibulum. *Von Frisch* had bewezen, dat ook bij vissen de utriculus geen rol speelt bij geluidswaarneming.

Pumphrey maakt met zijn proeven dus duidelijk, dat het reageren van een zintuigorgaan op geluid met een microphonisch effect nog niet bewijst, dat dit orgaan een rol speelt bij de perceptie van geluid.

In dezelfde publicatie, waarin *Löwenstein* en *Roberts* (1948) mededelingen deden over het sacculus-effect, beschreven zij, dat

in de centraalwaarts lopende zenuwbanen van de lacinea (een deel van de macula utriculi, dat niet door de otolith is bedekt) elektrische spanningswisselingen waren te bespeuren, indien mechanische trillingen aan het proefdier werden geboden. Het waren vermoedelijk actiepotentialen in de afferente zenuwbaan. Hieruit valt echter op te maken, dat de utriculus (althans een deel ervan) reageert op mechanische trillingen.

De Vries en *Bleeker* bewezen met hun proeven bij de duif, dat er in de pars superior labyrinthi microphonische effecten kunnen ontstaan, daar mocht worden aangenomen, dat in de meeste gevallen de sacculus na cochlea-exstirpatie eveneens te gronde was gegaan. We willen dit onderzoek hier even kort samenvatten, omdat het de basis voor ons eigen werk vormde. *Bleeker* *) hoopte enige, niet verklaarde, uiteenlopende resultaten van de fenestratie-operatie bij de mens aan een nader onderzoek te onderwerpen door de elektrische spanningen van de cochlea als indicatie voor de geluidsoverdracht naar dit orgaan te gebruiken. Door nabootsing van otosclerose bij een proefdier zouden metingen van het cochlea-effect misschien iets zeggen over de gehoorwinst door fenestratie verkregen. Op grond van het feit, dat de duif een in het otologisch laboratorium te Groningen geliefkoosd proefdier is, waarmee reeds veel ervaringen werden opgedaan, koos *Bleeker* deze vogel voor zijn experimenten.

Wever en *Bray* hadden reeds aangetoond, dat het cochlea-effect bij de duif goed meetbaar is. *Bleeker* kon bij een veertigtal duiven de waarnemingen van *Wever* en *Bray* en *Davis* bevestigen. Speciaal werd het verband tussen de luidheid van de prikkeltoon en de grootte van het effect uitgewerkt door het opmaken van intensiteitskrommen en gelijke luidheidsgraphieken. Ook de vermoeidheid en de hysteresis werden aan een nauwkeurig onderzoek onderworpen. Na zijn waarnemingen over het normale cochlea-effect was het de bedoeling de otosclerose na te bootsen. Hiervoor moest getracht worden de bewegelijkheid van de

*) Wanneer in deze samenvatting afwisselend *Bleeker* en *de Vries* als auteur worden opgegeven, dan is dat slechts bedoeld om een vage scheiding van bijdragen van otoloog en physicus te geven. Zoals steeds bij samenwerking is het onmogelijk deze scheiding streng door te voeren, omdat bewust of onbewust de leden van het „team” dezelfde gedachtengang gaan volgen en dus ook tot dezelfde uitkomsten en plannen geraken.

columella-voetplaat in het ovale venster te beperken. *Huizinga* en *van Eunen* hadden bij hun proeven over de *Tullio*-reactie reeds aangegeven, dat dit soms bereikt kon worden door met tandartsencement de vóór-bovenkant van de voetplaat vast te metselen. Op deze manier gelukte het ook aan *Bleeker* in een aantal gevallen de voetplaatbewegelijkheid te verminderen, hetgeen tot uiting kwam in een veel kleiner cochlea-effect. Zo kon hij bijvoorbeeld bij duif 760, nadat de voetplaat was gefixeerd, een vermindering van het cochlea-effect (vergeleken met het oorspronkelijke) waarnemen, dat overeenkwam met een „gehoorverlies” van 15 db. Het geluid moest dus 15 db versterkt worden om een even groot effect te verkrijgen.

Het leek een verblijdend verschijnsel, dat de intensiteit van het geluid verminderd moest worden om wederom een even groot microphonisch effect te verkrijgen, nadat er in een booggang van de duif een venstertje was aangelegd. Dit zou kunnen wijzen op een „gehoorwinst”, verkregen door de fenestratie van de „otosclerotische” duif. Al spoedig bleek echter, dat de „gehoorwinst” zó veel bedroeg, dat de „otosclerotische” duif na fenestratie beter leek te horen dan een normale duif. Voor een cochlea-effect van dezelfde grootte was namelijk bij de aanvankelijk normale duif een sterker geluid nodig dan na fixatie van de voetplaat en fenestratie van de booggang. Hiervoor een verklaring te vinden leek niet direct gemakkelijk. Er werd toen een proef gedaan, waarbij na sondering van de cochlea het cochlea-effect was verdwenen. Hierbij bleek, dat er na het maken van een venster in de voorste verticale booggang vlak bij de ampul een nieuw microphonisch effect was af te leiden, dat zeer veel geleek op het oorspronkelijke cochlea-effect. De spanningswisseling, afgeleid van het ronde venster (of de geopende erker) na fenestratie van een booggang bij een „otosclerotische” duif, was dus niet alleen als afkomstig van de cochlea te beschouwen.

Hiermede was een nieuw microphonisch effect ontdekt, dat, voor zover was na te gaan, afkomstig moest zijn van de ampul (crista) van de geopende booggang. Het bleek namelijk, dat bij een cochlealoze duif het microphonische effect, na fenestratie van een booggang verkregen, weer verdween, zodra de ampul van deze booggang door sondering werd gedestruëerd. Bij herhaling van

de hier beschreven proef werden steeds dezelfde resultaten verkregen.

Dat bij het crista-effect de geluidsgolven de normale weg naar het binnenoor volgen evenals bij de *Tullio*-reactie (*Huizinga*, zie § 4 van dit hoofdstuk) bleek uit het feit, dat de rubberslang, waaruit het geluid kwam, persé op het trommelvlies gericht moest worden, wilde men een redelijk effect op de oscillograaf te zien krijgen. Het microphonische crista-effect werd door *Bleeker* en *de Vries* verder nauwkeurig geanalyseerd. Als belangrijkste kenmerken hiervan traden de volgende punten naar voren:

- a. De golfvorm van het crista-effect is meestal iets anders, dan wij op grond van de gepresenteerde geluidsgolven zouden verwachten, doch de frequentie is, zoals bij het cochlea-effect, dezelfde als die van de prikkeltoon.
- b. Het effect is van dezelfde grootte-orde als het cochlea-effect. De afleiding kan evengoed geschieden met de electrode aan het ronde venster als bij plaatsing hiervan in de booggang-fistel.
- c. Ook de intensiteitskrommen van beide microphonische effecten hebben veel gemeen, al lijken die van de crista steiler te lopen. Er bestaat ook hier een ongeveer lineaire verhouding tussen intensiteit van de prikkeltoon en grootte van het effect bij geringer amplitudo (logaritmisch weergegeven). Wel lijkt het verzadigingsniveau hoger te liggen dan dat van het cochlea-effect.
- d. De „equal response” curven tonen, dat de grootste gevoeligheid van de van de crista afgeleide potentiaalschommelingen ongeveer bij een frequentie van 1000 Hz ligt. Dit in afwijking met die van de cochlea, waarbij ook *Bleeker* vond, dat om en bij 2000 Hz de relatief grootste waarden verkregen worden.
- e. Het effect lijkt afhankelijk van een intacte crista ampullaris.

Van Eunen had gevonden, dat de laagste drempelwaarden voor de *Tullio*-reactie lagen bij een frequentie van ongeveer 900 Hz. Ook deze bevinding leek steun te geven aan de veronderstelling, dat het afgeleide effect na fenestratie van een cochlealoze duif afkomstig is van de crista van de geopende booggang (zie punt d.). Een dergelijke gedachtengang werd echter door *Bleeker* zeer voorzichtig uitgesproken, omdat het lang niet uitgesloten leek,

dat ook van sacculus en utriculus microphonische effecten konden worden afgeleid en dat deze met het crista-effect tegelijk werden gemeten. Ter illustratie hiervan beschreef hij een proef bij een cochlealoze duif (duif 767), waarbij na het achtereenvolgens vernielen van de voorste twee ampullen (ampulla vertic. ant. + amp. horizont.) een rest-effect te meten viel van 30 microvolt (electrode in de fistel van een der genoemde kanalen), dat pas verdween na sondage van het vestibulum. Het uitschakelen van de crista gebeurde bij de proefnemingen van *Bleeker* steeds door sondage van de inhoud van de benige ampul. Soms lukte het pas het crista-effect tot verdwijnen te brengen, door flink in de ampul om te roeren, waarbij misschien ook de utriculus geraakt werd.

Een van onze doelstellingen zal dan ook een scherpere scheiding van vestibulair en crista-effect blijken te zijn (zie § 6), nu het bestaan van beide eigenlijk wel is aangetoond. *Van Eyck* bevestigde met zijn proeven vele waarnemingen van *Bleeker* en *de Vries*. Hij voegde hieraan belangrijke nieuwe experimenten toe, waaruit nog eens bleek, dat wij hier met een biologisch verschijnsel te maken hebben. Wij komen nader op deze onderzoeken terug.

§ 3. Theorieën over de oorsprong van een microphonisch effect.

a. *Membraantheorie.*

Bij de theorieën over de oorsprong van het cochlea-effect kunnen wij de zogenaamde membraantheorie van *Hallpike* en *Rawdon Smith* wel als te verwerpen beschouwen. Deze onderzoekers veronderstelden aanvankelijk, dat het cochlea-effect in het slakkenhuis werd opgewekt in gepolariseerde membranen, zoals de membrana basilaris of de membraan van *Reissner*, doordat deze synchroon met het geluid in trilling komen. *Davis* merkte hierbij op, dat bij een aantal albino-katten geen cochlea-effect was af te leiden, terwijl de membraan van *Reissner* en de basilair-membraan bij microscopische contrôle volkomen intact bleken. Nadat was komen vast te staan, dat ook van de sacculus, waar zich dergelijke membranen niet bevinden, microphonische spanningen zijn af te leiden, leek bovengenoemde theorie niet langer houdbaar.

b. *Haarceltheorie.*

Davis nam aan, dat de haarcellen in het orgaan van *Corti* door mechanische bewegingen van de endolympe op en neer gaan en dat hierbij door zijdelingse druk uit de haarcel stoffen treden, die langs chemische weg de zenuwuiteinden prikkelen. Het cochlea-effect werd door hem als een *nevenverschijnsel* beschouwd, dat zijn oorsprong vindt in een piezo-electrisch effect van de haarcellen.

c. *Membrana tectoria theorie.*

De Vries (1948) wees er op grond van zijn berekeningen op, dat de energie, die als geluid de cochlea binnenkomt, praktisch nooit voldoende kan zijn om een groter aantal haarcellen tegelijk mechanisch te prikkelen, indien tenminste de prikkeldrempel van deze haarcellen veilig boven de *Brownse* beweging ligt. Het is niet aan te nemen, dat slechts enkele cellen bij mechanische energie-overdracht zodanig worden bevoordeeld, dat zij het grootste deel van deze energie zouden ontvangen. Hij verwacht daarom, dat de mechanische energie eerst wordt omgezet in elektrische energie en dat dit gebeurt in de *membrana tectoria* door een piezo-electrisch effect.

Een piezo-electrisch effect is het verschijnsel, dat stoffen van bepaalde samenstelling (bijvoorbeeld bepaalde kristallen) op een deformatie ervan reageren met inwendige verplaatsing van elektrische lading. Daardoor wordt een bepaalde zijde van het oppervlak van de stof bijvoorbeeld positief en het tegenoverliggende vlak negatief geladen. Het geheel vormt bij deformatie dus a.h.w. een accu, met een positieve en een negatieve pool.

Deze laatste vorm van energie kan een elektrische stroom geven, die hoofdzakelijk langs enkele haarcellen, nl. die, welke de kleinste weerstand hebben, vloeit. Doordat de elektrische weerstand van een levende cel gewoonlijk (zie zenuwvezel) direct na het begin van een hierdoor gaande stroom afneemt, zal de energie geheel aan de cellen, die aanvankelijk reeds de kleinste weerstand hadden, ten goede komen. Hoe hoger de potentiaal van de *membrana tectoria* is, hoe meer haarcellen er op dat moment geprikkeld kunnen worden.

Tot dusverre was bij de theorie over de oorsprong van een

microphonisch effect slechts aandacht geschonken aan het cochleaeffect. Daarbij werd eigenlijk vergeten, dat het slakkenhuis een gespecialiseerd onderdeel is van het labirynth en dat alle labirynthorganen een analoge bouw hebben, die voortvloeit uit de ontwikkeling van het geheel uit de dorsolaterale placode. Wanneer men dus een theorie geeft van de fundamentele werking van het gehoororgaan in engere zin, dan zal deze ook voor de andere organen van toepassing moeten zijn. Deze organen bestaan alle uit zogenaamde „units”, zij zijn samengesteld uit een groepje zintuigcellen (zogenaamde haarcellen) met een gemeenschappelijk gelatineus kapje. Dit gelatineuze kapje vindt men bij de cristae in de ampullen van de half-cirkelvormige kanalen (cupula), bij de macula utriculi en de macula sacculi tussen otolithen en zintuigcellen en in de cochlea als membrana tectoria. Op grond van de bouw van dit kapje kan verondersteld worden, dat er een piezoelectrisch effect in kan worden opgewekt.

De Vries concludeerde dan ook, dat microphonische effecten bij alle labirynthorganen zouden moeten optreden. Een zeer jong „labirynthorgaan” vindt men bij de vissen in het zijstreeporgaan. De Vries (1949-'50) kon bij de pos (*acerina cernua*) van een cupula in dit zijlijnorgaan een electrisch effect afleiden, indien deze door watertrillingen werd gedeformeerd. Hiermede acht hij zijn theorie niet bewezen, maar wel van bijzondere waarde als leidraad bij het onderzoek. Parallel met de proefnemingen over het zijlijnorgaan verliep het reeds genoemde onderzoek van het crista-effect, dat meteen ook in de theorie zijn plaats vond.

§ 4. De Tullio-reactie.

Alvorens over te gaan tot de inleidende overdenkingen voor ons onderzoek is het gewenst de reactie van *Tullio* te bespreken, daar deze reactie ons nauwkeurig kan inlichten over het al of niet geprikkeld worden van een bepaald orgaan in het labirynth. Wij verstaan hieronder een typische vestibulaire reactie van een proefdier, dat aan geluid wordt blootgesteld, nadat er in het benige labirynth een opening is gemaakt. Deze reactie is door *Tullio* bij proeven met duiven ontdekt, en werd later nauwkeurig geanalyseerd door *Jellinek*, *Dohlman*, *Huizinga* en *van Eunen*.

Wordt er bij een duif een opening gemaakt in het benige vestibulum, dan ziet men na presenteren van geluid een lichte kopneiging van het geluid af, die op een *utricleus-prikkeling* zou wijzen. Maakt men bij dit proefdier een fistel in de benige canalis externus (horizontale booggang), bijvoorbeeld de rechter, dan ziet men bij het blootstellen aan geluid de kop en de snavel van de duif in het horizontale vlak naar links draaien. Er ontstaat een kopnystagmus naar rechts, terwijl de snavel naar links blijft staan, indien de toon wordt aangehouden. Wordt de opening aangelegd in de rechter benige canalis verticalis anterior (voorst verticale booggang), dan ziet men als *Tullio*-reactie een beweging van de kop in het vlak van dit kanaal en wel zo, dat de snavel naar rechts omhoog draait en de kop dus achterover kantelt. Gebeurt ditzelfde met de rechter achterste verticale booggang, dan kantelt de kop voorover, de snavel draait daarbij naar links onder. Ook bij langere prikkeling met geluid van de cristae van de verticale kanalen ziet men een kopnystagmus optreden, die veel lijkt op het „kopfpendeln”, dat gezien wordt na doorsnijding van twee gekruiste verticale booggangen (achterste verticale links en voorste verticale rechts bijvoorbeeld).

Dat men hier te maken heeft met een *specifieke prikkeling* van de crista van de geopende booggang werd door vergelijking van dit effect met reacties na draaien bewezen. Men was er reeds lang van overtuigd, dat de reactie, die men zag na draaien, bijvoorbeeld in het horizontale vlak, berustte op de prikkeling van de cristae van de horizontale kanalen (*Ewald*). De kopnystagmus, die aldus optrad, was door een *Tullio*-reactie te beïnvloeden: tot verdwijnen te brengen, of te versterken. Ook bleek, dat de *Tullio*-reactie uitviel, zodra men het vliezige kanaal in de gefenestreerde benige booggang doorsneed, of indien men de bij deze booggang behorende ampul (crista) verwijderde (*Huizinga*). Dat de andere twee ampullen nog intact waren na deze manipulatie volgde uit een nieuwe *Tullio*-reactie bij opening van een van de andere benige booggangen.

Tullio verklaarde deze sterke reacties op geluid door aan te nemen, dat de *prikkelbaarheid* van de betreffende crista zou zijn toegenomen door het aanleggen van een booggangfistel. *Huizinga* toonde aan, dat dit niet het geval is. Hij vond nl. nooit sterkere

(meestal zwakkere) reacties na draaien van een duif, waarbij een venster in het benige labyrinth was gemaakt, terwijl er een fraaie *Tullio*-reactie was op te wekken. Indien de opening in de booggang werd gesloten (met was of cement), verdween de reactie weer geheel. Het venster in een booggang geeft de vloeistoffen (endo- en perilymphe) in het binnenoor een uitwijk-mogelijkheid, waardoor zij kunnen „bewegen” (synchroon trillen met een geluid bijvoorbeeld). De crista zal geprikkeld worden, doordat deze zich in de „bewegende” endolympe bevindt. Al is de crista niet sterker prikkelbaar dan normaal, zij wordt door het geluid, kennelijk langs dynamische weg, wél sterk geprikkeld, doordat zij in een hiervoor gunstige positie verkeert na de fenestratie.

Dat bij de *Tullio*-reactie de geluidsgolven de „normale” weg moeten bewandelen langs gehoorgang, trommelvees, gehoorbeentje naar binnenoor werd door *Tullio*, *Huizinga* en *van Eunen* gedemonstreerd met een aantal proeven, waarbij iets aan het geleidingsmechanisme werd veranderd. Na exstirpatie van de cochlea bleek deze reactie zijn karakter te behouden, indien bovengenoemde keten intact bleef.

In hoofdstuk IV komen wij nog nader terug op de theoretische kanten aan de *Tullio*-reactie.

§ 5. Overwegingen van belang voor ons eigen onderzoek.

Na het besprokene mogen wij ook bij onze proeven met de duif verwachten, dat er in het labyrinth verschillende structuren kunnen fungeren als oorsprong van een microphonisch effect. Behalve met de cochlea hebben wij te maken met de sacculus, de utriculus en de drie cristae in de ampullen van de booggangen. Hierbij zou nog genoemd moeten worden de papilla neglecta, de zogenaamde crista quarta van *Benjamins*. *Benjamins* heeft aangetoond, dat bij vele dieren de macula neglecta van *Retzius* beschouwd moet worden als een crista. Bij andere dieren is een duidelijke macula aanwezig; men spreekt nu meer neutraal van een papilla. Deze wordt bij de gewervelde dieren onbelangrijker naar mate men met hogere dieren te maken heeft. Bij de duif bestaat een duidelijke crista quarta. Men ziet in de microscopische coupes van het labyrinth, dat vezels van de zenuwbundel, die naar de ampulla posterior

loopt, in verbinding komen met de crista quarta. Er is tot dusverre nooit iets van gebleken, dat deze crista als zelfstandig prikkel-orgaan optreedt. Wij zullen haar daarom met de crista posterior als eenheid beschouwen en spreken dan nog slechts over deze laatste crista.

Mechanisme van trillingen in het labyrint.

Wij kunnen de stapes beschouwen als een stempel van een zuiger, die in een cylinder, gevuld met vloeistof, heen en weer wordt bewogen. Het door de stempel afgesloten deel van de cylinder zal in deze vergelijking de inhoud van het hele labyrint voorstellen. Deze stempel kan pas naar binnen of naar buiten bewegen, indien er ergens in de „kamer” van de cylinder een opening bestaat, waardoor de vloeistof kan uitwijken (samendrukbaarheid hiervan kunnen wij bij onze vergelijking toch wel buiten beschouwing laten). De normale uitwijkplaats voor de door de stapes aan de labyrintinhoud opgedrongen trillingen is het ronde venster. Beweegt de stapes door een druk op het trommelvlies naar binnen, dan zal het ronde venster uitwijken naar buiten en omgekeerd.

Er ontstaat als het ware een trillende vloeistofkolom tussen ovale en ronde venster. De zintuigorganen, die hierin liggen, kunnen geprikkeld worden. Dit zijn het orgaan van Corti en de sacculus. Wordt er een opening elders in het benige labyrint aangelegd, dan komt er ook een „trillingsbaan” van het ovale venster naar deze nieuwe opening. Men kan zich voorstellen, dat de op deze „route” liggende zintuigorganen dan ook door de trillingen worden beroerd, terwijl de organen, die hierbuiten liggen, practisch niet zullen worden geprikkeld. Zo zal bij het openen van het benige vestibulum ook de utriculus aan de trillingen kunnen deelnemen, terwijl de drie cristae, doordat zij op „zijpaden” liggen, practisch geheel hiervan worden uitgesloten. Wordt er een venstertje in een benige booggang aangelegd, dan zal de bij deze booggang behorende crista pas geprikkeld kunnen worden. Wel hoort hierbij de bedenking, dat er altijd nog een overdracht van trillingen naar de organen, waarvan wij geen prikkeling verwachten, mogelijk is langs het vliezige omhulsel van de labyrintinhoud. Aan de hand van een aantal bekende ervaringen zullen wij zien in hoeverre

onze mechanische gedachtengang over de uitwerking van trillingen op het labyrint in verschillende omstandigheden opgaat:

1. *Het normale labyrint.*

Dat het cochlea-effect slechts in de cochlea zijn oorsprong vindt en niet ook in andere delen van het labyrint, is bewezen door het feit, dat dit effect geheel verdwijnt na exstirpatie van de cochlea en doordat het niet is op te wekken, indien de cochlea is gedegene-reerd. Indien er naast het ronde venster geen tweede uitwijkplaats voor de trillingen in het labyrint wordt aangelegd, kan men dus alleen een microphonisch effect van de cochlea afleiden. Prikkeling van de andere organen in het labyrint via het vliezige omhulsel van de inhoud ervan vindt ook niet plaats, voor zover wij dit met de *Tullio*-reactie kunnen nagaan.

2. *Labyrint met twee of meer uitwijkmogelijkheden.*

Bleeker zag, dat het cochlea-effect groter wordt, indien er ergens in de benige labyrintwand van de pars superior een opening wordt aangelegd. Dat dit komt door superpositie van zijn „crista-effect” op het cochlea-effect, bewees hij, doordat er na exstirpatie van de cochlea wél een electrisch effect overbleef.

Wij zien dus, dat pas na deze tweede opening in de labyrintwand (onze cylinder) andere organen dan de cochlea een kans krijgen geprikkeld te worden. Door de ervaringen met de *Tullio*-reactie kunnen wij nu nader komen tot de oplossing van de vraag, of ook hier weer geldt: in de „trillingsroute” prikkeling, daarbuiten niet.

Wij hebben toch gezien, dat er na het aanleggen van een opening in de benige vestibulumwand, nooit een typische *Tullio*-reactie, die op crista prikkeling duidt, is op te wekken. Wij kunnen, naar het lijkt, dus aannemen, dat bij de hier bedoelde fenestratie naast de cochlea slechts de sacculus en de utriculus zullen worden geprikkeld. Uit ons onderzoek zal blijken, dat wij dan óók een electrische spanning kunnen afleiden. Na fenestratie van een booggang treedt bij presenteren van geluid wél een typische *Tullio*-reactie op, die pleit voor prikkeling van één crista. Hierbij

zou deze crista tezamen met de cochlea, de sacculus en de utriculus dus een microphonisch effect kunnen opleveren. De twee cristae van de niet geopende booggangen doen op grond van de ervaringen met de *Tullio*-reactie niet mee.

Met dit al menen wij tot de conclusie te moeten komen, dat het waarschijnlijk is, dat *Bleeker* bij de cochlealoze duiven, waarvan een booggang gefenestreerd werd, een microphonisch effect heeft gemeten, dat afkomstig was van de sacculus, de utriculus of de crista van de geopende booggang of van een combinatie van twee of drie dezer structuren. Hierbij zien wij er even van af, hoe *Bleeker* een en ander analyseerde.

Reeds bekende mogelijkheden op operatief gebied.

Er zijn allerlei ingrepen aan het labyrint mogelijk, waarmee men een bepaalde structuur als oorsprong voor een microphonisch effect kan elimineren zonder de andere structuren te beschadigen. Dat deze voor ons van belang zijn, spreekt vanzelf. Bij de duif is het elimineren van de cochlea zeer goed te verwezenlijken door sonderen in het slakkenhuis, maar nog beter door exstirpatie van het gehoorzintuig (zie operatietechniek). Na deze exstirpatie van de cochlea is dikwijls de sacculus ook vernield, maar dit is geen regel (*Benjamins* en *Huizinga*). De macula utriculi en de cristae blijven practisch steeds intact.

Bij onze beschrijving van de anatomie van het duivenlabyrint wordt gewezen op het feit, dat de ampulla anterior en de ampulla externa vlak naast elkaar liggen en dat deze tezamen weer juist boven de utriculus zijn gelegen. Hierdoor zal het uitschakelen van de crista in de ampulla anterior (of ampulla externa) door sondage een zaak zijn, waarbij steeds rekening moet worden gehouden met de mogelijkheid, dat ook de crista horizontalis (anterior) en de utriculus ten dele of geheel worden vernield.

Door *Huizinga* werd beschreven, dat het mogelijk is in de pars superior labyrinthi de achterste vliezige ampul te verwijderen, waarbij ook de crista quarta steeds te gronde gaat, zonder dat daarbij de inhoud van het vestibulum of de voorste twee ampullen wordt beschadigd. Hij wees erop, dat afzonderlijke exstirpatie van de andere twee vliezige ampullen door de anatomische verhou-

dingen zeker niet mogelijk is. Door de verwijdering van een vliezige ampul is men natuurlijk zeker, dat de crista in deze ampul geen reacties meer kan geven. De na fenestratie van een booggang op te wekken *Tullio*-reactie valt echter eveneens uit, indien men de vliezige booggang van dit kanaal doorsnijdt. Hieruit meent *Huizinga* te mogen opmaken, dat wat betreft de gevolgen doorsnijding van een vliezige booggang gelijk staat met exstirpatie van de crista. Dit geldt althans voor de directe gevolgen; na verloop van enkele weken, als een herstel van de crista is opgetreden, is het namelijk dikwijls weer mogelijk een *Tullio*-reactie op te wekken, indien men tussen ampul en vroeger gemaakte laesie een opening in het benige kanaal maakt.

Conclusies.

Beschouwen wij bovenbeschreven overwegingen, dan komen wij tot de volgende punten, waarvan wij vermoeden, dat ze van belang zijn bij onze verdere proefnemingen over labyrint-effecten.

1. Exstirpatie van de ampulla (posterior) dan wel doorsnijding van de vliezige booggang in een der benige half-cirkelvormige kanalen lijkt ons verkieselijk boven sondage van de inhoud van een benige ampul, indien men een in deze ampul gelegen crista wil „uitschakelen”.

2. Indien men een microphonisch effect afleidt uit een venster in een booggang, is het noodzakelijk hierna met de *Tullio*-reactie het al of niet functionneren van de betreffende crista te controleren. Bij een negatieve uitval van deze reactie is het duidelijk, dat de crista niet meer reageert, althans niet in physiologische zin.

§ 6. Doelstelling.

Met de door ons te beschrijven proeven zullen wij proberen een antwoord te geven op de volgende vragen:

1. Is er van de utriculus of van utriculus en sacculus bij de duif een microphonisch effect af te leiden, terwijl daarbij zekerheid bestaat, dat dit niet (ook) zijn oorsprong vindt in één of meer cristae?

2. Is het mogelijk vast te stellen, dat een crista ampullaris op zich zelf een dergelijk electrisch effect kan opleveren?

3. Is het waar, dat doorsnijding van een vliezige booggang de

crista van die booggang uitschakelt als oorsprong van een microphonisch effect? Op grond van de ervaringen met de *Tullio*-reactie verwachten wij dit.

Men zal zich afvragen: zijn 1 en 2 niet reeds door *Bleeker* en *de Vries* bevestigend beantwoord? Inderdaad zijn door hen proeven beschreven, die deze conclusie rechtvaardigen. Bij onze oriënterende metingen echter bleek, dat een andere wijze van vernielen van de crista (dus geen sondage, maar bijvoorbeeld zelfs exstirpatie) soms in het geheel geen invloed scheen te hebben op het microphonische effect. Pas destructie van de *utriculus* deed het effect verdwijnen. Blijkbaar zijn er gevallen, waarbij de *utriculus* overheerst. Laat ons er direct aan toevoegen, dat er andere duiven waren, waarbij de *utriculus* minder effect gaf, zodat hier zonder meer dezelfde verschijnselen optraden, als beschreven werden door *Bleeker*.

Door nu ook vraag 3 er in te betrekken — in het algemeen de *Tullio*-reactie — kwamen wij tot een bredere opzet van het onderzoek, waarmee tenslotte de aanvankelijk optredende tegenstrijdigheden geheel verklaard konden worden. Er op vooruitlopend kunnen wij zeggen:

- a. sondage van de ampul zal dikwijls ook de *utriculus* vernield hebben bij de metingen van *Bleeker*,
- b. verder zal ongetwijfeld een enkele maal ten onrechte een effect van de *utriculus* zijn toegeschreven aan de crista van het horizontale of achterste verticale kanaal. Bleef na vernieling van één van deze ampullen een effect over, dan werd dit door *Bleeker* en *de Vries* toegeschreven aan de andere. Beide kanalen staan namelijk in verbinding met elkaar bij het kruis van *Ewald*, zodat een fistel in het ene kanaal meteen ook voor het andere kanaal zou kunnen dienen. De afstand van deze fistel tot beide ampullen is echter heel ongelijk, zodat deze verklaring a priori niet waarschijnlijk leek. Door met de *Tullio*-reactie te controleren bleek ons inderdaad, dat deze verklaring van het rest-effect onjuist was, zodat het wel degelijk aan de *utriculus* moest worden toegeschreven.

Uit de punten a en b volgt dus, dat bij het werk van *Bleeker* een te geringe aandacht aan het *utriculus*-effect is geschonken.

HOOFDSTUK II.

DE ANATOMIE VAN HET GEHOORORGAAN VAN DE DUIF, DE OPERATIETECHNIEK EN DE GEBRUIKTE APPARATUUR.

§ 1. De anatomie in verband met de te verrichten operaties.

Een uitvoerige beschrijving van de bouw van het gehoororgaan bij de duif vinden wij in Ewald's bekende boek „Untersuchungen über das Endorgan des Nervus Octavus” van 1892. In het proefschrift van van Eunen werd, evenals in dat van Bleeker, hieraan de nodige aandacht gewijd. Toch zullen wij voor een goed begrip van de door ons te beschrijven proeven nog een korte uiteenzetting over de anatomie van het duivenlabyrint laten volgen.

Evenals bij de zoogdieren vinden wij bij de vogels een gehoororgaan, dat is opgebouwd uit drie delen:

- a. het geleidingsmechanisme (uitwendige gehoorgang, trommelvlies, gehoorbeentje en voetplaat).
- b. het gehoororgaan in engere zin (de cochlea, samen met de sacculus en de lagena, de pars inferior labyrinthi vormend).
- c. het evenwichtsorgaan: de pars superior labyrinthi, omvattend de utriculus en de drie halfcirkelvormige kanalen met hun ampullen.

Het geheel is tussen twee dunne lagen van de benige schedel (zogenaamde beenlamellen) gelegen. Ten dele is het met de binnenste beenlamel nauw vergroeid, overigens door slechts dunne beenbalkjes met de omgeving verbonden. Vóór in de buitenste beenlaag (de tabula externa), vlak boven de aanhechting van de mandibula, bestaat een opening door het trommelvlies bedekt. Dit staat in tegenstelling tot dat bij de zoogdieren kegelvormig naar buiten. De columella, het enige gehoorbeentje bij de vogels, zit met drie uitlooptjes achter boven aan de membrana tympani bevestigd.

Nadat de overliggende huid en spieren zijn afgeschoven, ziet men twee halfcirkelvormige kanalen door de tabula externa heen schemeren. Deze kruisen elkaar loodrecht. Ewald nam dit kruis als uitgangspunt voor zijn indeling van de buitenste beenlaag in vier quadranten aan.

Voorste onderste quadrant.

De tabula externa, die door dunne beenbalkjes met de onderliggende booggangen is verbonden, is gemakkelijk weg te breken. Daarbij komt dan een ruimte in het voorste onderste quadrant open, die naar boven begrensd wordt door het vlak van het voorste deel van de horizontale booggang. Deze booggang gaat vergezeld van een bloedsinus, die er lateraal onder tegenaan ligt. Naar achteren is bedoelde ruimte begrensd door het vlak van het ampullaire deel van de canalis

verticalis posterior, lateraal achter loopt ook weer een bloedvat. Naar voren is de ruimte begrensd door de rand van de niet verder weggebroken tabula externa, en spongieuze holten, die hieronder liggen. Mediaal van de onderrand van de weggebroken buitenste beenplaat ligt de benige bedekking van de zogenaamde erker van Ewald. Dit is een uitbocht van de scala tympani van de cochlea. Hiervóór zien wij een bijna ronde opening, het foramen communicans, waardoorheen in de middenoorruimte de columella te zien is. Deze loopt hierin naar achteren mediaal naar de voetplaat in het ovale venster van de cochlea. Het vlak van het ronde venster, dat de mediale voorwand van de erker begrenst, maakt met dat van het foramen ovale een hoek van $\pm 90^\circ$. Het vliesje in het foramen rotundum zien wij in het foramen communicans uitpuilen. De cochlea is een vrijwel rechte buis, die achter het ovale venster naar caudaal loopt. Deze onttrekt zich door de erker aan ons oog. De mediale wand van de cochlea is vergroeid met de tabula interna.

Boven de erker zien wij een welving naar lateraal van het benige vestibulum, hierop twee peervormige verhevenheden, die overgaan in een booggang: de voorste is de ampulla externa, lateraal achter ligt de ampulla verticalis posterior. De ampul van het horizontale kanaal bevindt zich boven het foramen communicans.

Voorste bovenste quadrant.

Bij opening van het voorste bovenste quadrant moeten wij onder de tabula externa meestal nog veel beenbalkjes wegbreken, voordat het labyrint daar overzichtelijk wordt. De voorste verticale booggang ligt geheel tegen de tabula interna aan en is mediaal hiermede vergroeid. Dit kanaal beschrijft een grote boog om het kruis van Ewald heen (zie fig. 1). Naar voren mediaal verbreedt de kommafiguur van deze booggang zich tot een benige ampulla. Deze ligt naast de ampulla van de canalis horizontalis, die het bovenste voorste quadrant aan de onderkant begrenst. Op het achterste deel van het vestibuludak ontspringen het crus commune (van de canalis verticalis anterior en de canalis horizontalis) en de canalis verticalis posterior.

De achterste twee quadranten van Ewald behoeften bij onze proeven niet te worden geopend, omdat alle delen van het labyrint via de voorste twee toegankelijk zijn.

Bij microscopisch onderzoek van de kruising van de canalis posterior en de canalis externus (horizontalis) bleek, dat deze twee booggangen hier dikwijls een open verbinding hebben, waardoor dus de perilymphe van beide kanalen in

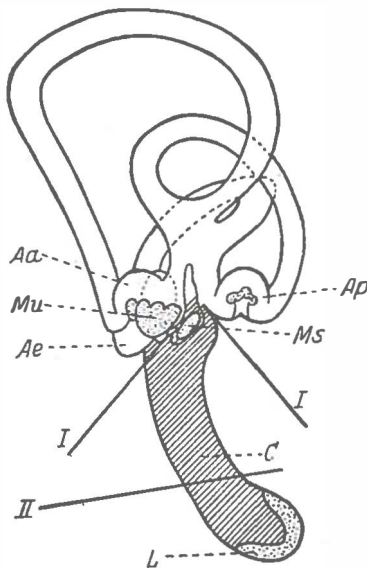


Fig. 1. Duivenlabyrint (naar Retzius)

- | | |
|-----------------------|-------------------------|
| L. = Macula lagena | Ae. = Ampulla externa |
| C. = Cochlea | Aa. = Ampulla anterior |
| Ms. = Macula sacculi | Ap. = Ampulla posterior |
| Mu. = Macula utriculi | |

direct contact staan. De vliezige booggangen cummuniceren echter nooit op deze plaats.

Met de gereproduceerde figuur is de anatomie overzichtelijk. Wij kunnen ons nu wijden aan de beschrijving van de verschillende ingrepen aan het duivenlabyrinth, die noodzakelijk waren voor onze proefnemingen.

§ 2. Ingrenen aan het duivenlabyrinth.

a. *Exstirpatie van de cochlea.*

Zoals wij reeds hebben beschreven, kan men de voorste twee quadranten openen door de tabula externa weg te breken na de overliggende huid en spieren te hebben afgeschoven. De laterale wand van de erker wordt hierna verwijderd. Na afzuigen met een fijn wattendraadje van enige perilymphe is dan de beenbrug tussen ovale en ronde venster zeer goed te zien door het microscoop. Met een fijn metalen haakje wordt hierachter in de richting van het kanaal van de cochlea ingegaan. Het haakje wordt een weinig naar lateraal gedraaid, waarna bij het terugtrekken ervan meestal de gehele cochlea naar buiten geluxeerd wordt. Deze wordt dan met een pincet gepakt en verwijderd. Indien proefnemingen met de rest van het labyrinth later zullen volgen, is het van belang de erker zo goed mogelijk te laten dichtgroeien. Daartoe kan men enkele stukjes kraakbeen in het gemaakte gat in de erker deponeren, alvorens de huid over het geheel wordt gehecht.

Indien in dezelfde zitting met proefnemingen wordt voortgegaan bij de cochlealoze duif, moet men de erker sluiten door een plombe, bijvoorbeeld met een stijf wattenpropje, dat is bevochtigd met *Ringervloeistof*. Dit heeft slechts zin, indien de exstirpatie van de cochlea vlot is verlopen. Door bloedingen en door te grote afvloed van peri- en endolympe, kan de rest van het labyrinth tijdelijk ernstig worden beschadigd. Wij hebben aanvankelijk steeds de cochlea verwijderd ongeveer vier weken vóór de eigenlijke proef. Later hebben wij onze proefnemingen dikwijls direct na de cochlea-exstirpatie voortgezet, indien verwacht mocht worden, dat deze exstirpatie practisch zonder letsel voor de pars superior van het labyrinth was verlopen. Dit laatste bleek natuurlijk bij onze uitkomsten van de *Tullio*-reactie en labyrinth-effecten. Het is prac-

tisch onmogelijk de cochlea te exstirperen zonder de sacculus ernstig te beschadigen. Het tegmentum vasculosum van de cochlea zet zich namelijk zonder onderbreking op de sacculus voort. De verbinding tussen sacculus en utriculus bestaat slechts uit de dunne canalis utriculo-saccularis. Dit is dan ook de plaats, waar de pars inferior bij exstirpatie van de cochlea gemakkelijk afscheurt.

Benjamins en *Huizinga* hebben proeven beschreven, waarbij getracht werd de cochlea te exstirperen en daarbij de sacculus te sparen. Hiertoe werd de cochlea met de lagena naar buiten geluxeerd en doorgeknipt, waarna het bovenste stompje ervan in de oude positie kon worden teruggebracht (de cochlea werd dus niet, zoals door ons, naar buiten getrokken, zodat hij afscheurde). Bij microscopische controle van aldus geopereerde duiven bleek zelfs in de meeste gevallen de sacculus ernstig te zijn beschadigd.

b. *Fenestratie van booggangen.*

Wij kozen steeds dat deel van de booggang, dat vlak bij de ampul is gelegen, om er een venster in aan te leggen. Hiertoe namen wij een klein, gebogen, scherp staafje, waarmee van de benige booggang kleine splintertjes bot werden afgeschraapt, tot er een opening in bestond. Het is noodzakelijk te voorkomen, dat het instrumentje met de vliezige booggang in contact komt, daar hierdoor uitval van de crista-reacties kunnen optreden. (*Tullio*-reactie controle).

c. *Doorsnijding van booggangen.*

De vliezige booggang kan worden doorgesneden, indien wij deze met een fijn haakje even door de booggangfistel naar buiten trekken en dan met een scherp instrumentje klieven. Te veel tractie kan noodlottig zijn, ook voor de functie van de rest van het labrynth.

d. *Exstirpatie van een vliezige ampul.*

Het is mogelijk de ampul van de canalis verticalis posterior in zijn geheel te verwijderen zonder de rest van het labrynth te beschadigen. Probeert men dit met een van de twee

voorste ampullen, dan gaan meestal de utriculus en de andere voorste ampul mee.

De achterste ampul kan men vrij gemakkelijk verwijderen door in de daartoe gemaakte opening in de benige booggang het vliezige kanaal naar buiten te luxeren en hieraan dan in bovenwaartse richting tractie uit te oefenen. Meestal komt hierbij de ampul, die aan de utriculusrand afscheurt van de rest van het vliezige labyrinth, door de opening naar buiten. Door *Huizinga* werd deze operatie nauwkeurig aangegeven; hij verrichtte microscopische contrôle van aldus bewerkte duivenlabyrinthen.

e. *Opening van het vestibulum.*

In het benige vestibulum konden wij op twee plaatsen openingen maken zonder de inhoud ervan te beschadigen:

1. vlak achter de aanhechting van de twee voorste ampullen in het dak ervan.
2. in de laterale wand vóór de aanhechting van de achterste ampul en achter onder die van de ampulla horizontalis.

Ook hierbij mocht het gebruikte instrumentje niet het vestibulum binnen schieten!

f. *Exstirpatie van de voorste ampullen en de utriculus.*

Door van de ampullen van de canalis anterior en de canalis externus de benige wand weg te breken is het mogelijk deze twee voorste ampullen, benevens de utriculus, naar buiten te luxeren. De achterste ampul behoeft hiervan geen schade te ondervinden. Wel moet de gemaakte opening worden gesloten met een plombe, indien men nog reacties van geluid op deze achterste crista wil nagaan. Wij gebruikten een stijf wattenpropje, gedrenkt in *Ringer*-vloeistof, voor deze plombering. Na exstirpatie van de utriculus en de voorste twee ampullen moest dikwijls het vocht in het vestibulum worden aangevuld met *Ringer*vloeistof om de normale verhoudingen zoveel mogelijk te herstellen. Lucht in het vestibulum kan de voortgeleiding van trillingen naar de achterste ampul belemmeren.

g. *Openlegging van de gehoorgang.*

Indien het trilapparaat met zijn stift aan het trommelvlies moest worden vastgelijmd (met velpen) ter plaatse van de columella-aanhechting, was het noodzakelijk de gehoorgang open te knippen langs de boven- en achterrands van de annulus tendineus. Daarmede kon het trommelvlies in het gezicht worden gebracht. Normaliter onttrekt het zich volkomen aan het oog door het schuin naar voren lopen van de gehoorgang. Bij deze operatie moet men met zorg te werk gaan. Komt men er te veel aan, dan blijft het trommelvlies niet droog en wil de lijm niet hechten. Er mag om dezelfde reden geen bloeddruppeltje op komen.

§ 3. *Narcose.*

Wij verrichtten al onze experimenten met duiven, waarbij een kwartier vóór de operatie ruim 1 cc 25 % urethaan-oplossing intraperitoneaal was geïnjecteerd. Daardoor waren de proefdieren gedurende de operatie en de daaropvolgende proef in narcose en volkomen rustig. Dit was nodig, omdat onverwachte bewegingen van de kop van de duif in de kophouder gedurende de proef ernstige gevolgen kunnen hebben. Het gemiddelde gewicht van de duif is 300 gr. Wij gaven dus gemiddeld 1 gr urethaan per kg lichaamsgewicht.

§ 4. *Apparatuur.*

Voor het grootste deel werd dezelfde apparatuur gebruikt, die *Bleeker* en de *Vries* bij hun proefnemingen benutten. Wij zullen deze in het kort beschrijven.

a. *Opstelling van de duif.*

Nadat het narcoticum was toegediend, werd de duif met naar achteren gestrekte poten in een doekje gewikkeld en aldus in de **duivenhouder** volgens **Ewald** geplaatst. De kop werd gefixeerd in een verstelbare ijzeren ring, die via een as aan een statiefje op de duivenhouder vast zat. De duivenkop kon daarmede in de, voor een bepaalde ingreep benodigde, houding gepresenteerd worden.

Het geheel werd geplaatst in een, op een tafel bevestigde, kooi van **Faraday**, waarvan één kant openbleef. Om allerlei elektrische storingen van buiten, die de te meten potentiaalwisselingen van ons proefdier konden overdekken, af te schermen, waren kooi en tafel geaard.

Ook de duif werd geaard met een zilveren haakje in de nekspieren.

b. *Geluidsbron.*

Wij gebruikten als geluidsbron een **Philips** toongenerator met een afzonderlijke electro-dynamische luidspreker. Hiermede konden zuivere, constante tonen worden verkregen over een frequentieband van 50—10000 Hz en met een wisselbare intensiteit van circa 0—100 db.

De toongenerator stond enkele meters van de kooi van **Faraday** af. De luidspreker was onder de tafel aangebracht. Het geluid hiervan werd in een op de luidspreker passende trechter opgevangen. Door een stijve rubberslang, die op de trechter paste, kwam het, via een gat in de tafel, in de kooi binnen. Zo kon het geluid door plaatsing van de distale opening van de rubberslang bij het duivenoor op het te onderzoeken labyrint inwerken.

Deze min of meer ingewikkelde opstelling was nodig om de spanningswisselingen van de luidspreker geen rol bij ons te meten elektrische effect te laten spelen.

Meettrillen van de tafel met de eronder geplaatste luidspreker werd voorkomen door de trechter met rubberslang in een dikke wattenlaag te pakken ter plaatse van de opening in de tafel.

c. *Geluidsmeting.*

De geluidsintensiteit van de gebruikte prikkeltoon kon worden gemeten met een „sound-level-meter”. Op het eind van de slang, die het geluid aanvoerde, werd daartoe een T-stuk van koper gezet. De, op een klein rond gaatje na, afgeschermd microfoon van de geluidsmeter werd dan even dicht bij de opening van het ene uiteinde van de T-buis geplaatst, als het duivenoor (trommelvlies) bij de andere opening stond. Het is wel zeker, dat hiermede niet de zuivere intensiteit gemeten werd, doch vergelijkbare waarden kregen wij hiermede wel.

d. *Afleidingssysteem.*

De spanningswisselingen op verschillende plaatsen van het labyrint werden afgeleid met een fijne buigzame koperdraad-electrode. Ook werkten wij een tijd met een platina-electrode. De laatste bleek geen voordelen boven de eerste te bieden. De electrode was op een vrij uiteinde van 1—2 cm na gevat in een stukje glasbuis, dat op zijn beurt was gemonteerd op een eenvoudige micromanipulator. Deze bestond uit een ijzeren bol met een doorsnede van 5 cm, die precies paste in een kolom bovenop een houten blokje. Hierdoor werd het mogelijk door verdraaiing van de kogel in zijn houder de electrode in iedere gewenste stand te plaatsen. De glasbuis, evenals de daarachter aangesloten geleidedraad naar de voorversterker, waren afgeschermd met een geaarde draad, die er omheen was gewikkeld. De spanningen, die de electrode opving, werden namelijk via een voorversterker (in de kooi van **Faraday**) geleid naar de kathodestraal-oscillograaf (buiten de kooi).

e. *Kathodestraal-oscillograaf en voorversterker.*

Versterking.

De kathodestraal-oscillograaf van **Philips** bezit de mogelijkheid spanningswisselingen van 1 millivolt en groter zichtbaar te maken met een curve op het

fluorescentie-scherm. Daar onze potentiaalschommelingen van de orde van enkele tientallen microvolts waren, hadden wij een versterker nodig, die vóór de oscillograaf werd geschakeld. Door Dr. Hl. de Vries werd een apparaat voor dit doel gebouwd (zie proefschrift van Bleeker). Onze voorversterker en oscillograafversterker (op stand 30 ingesteld) tezamen bleken aldus te werken, dat een spanningswisseling van 50 microvolt en een frequentie van 800 per sec een uitslag op het fluorescentiescherm gaf van 6 hokjes. Het bleek, dat de versterking niet geheel constant was voor de verschillende frequenties, reden waarom wij van de door ons te gebruiken frequenties nagingen, hoe groot de uitslag op het oscillograafscherm was, indien de spanningswisseling 50 microvolt bedroeg. De output van de toongenerator werd hiervoor gebruikt. Met een voltmeter kon de spanning worden gemeten, die via de voorversterker aan de oscillograaf werd aangeboden. Met de aldus verkregen waarden konden wij later van ieder gemeten electrisch effect het aantal microvolts berekenen.

In de voorversterker was het mogelijk met bepaalde R.C. filters hoge dan wel lage frequenties uit te zeven, hetgeen aan de zuiverheid van de verkregen curven ten goede kwam. Het bleek namelijk nooit mogelijk alle storingen van buiten (als de 50 perioden van het electrische net) volkomen uit te bannen. Bij ons trilapparaat werd speciaal met lage frequenties (tot 600 trillingen per sec) gewerkt. De verder gebruikte toonaarden varieerden van 500 tot 4000 Hz.

Door de zaagtand van de oscillograaf $\frac{1}{2}$ n malen van links naar rechts te laten lopen, als de frequentie van de spaningswisseling n bedraagt, krijgt men een curve, waarbij telkens twee achter elkaar volgende potentiaalschommelingen worden afgebeeld. Wij gebruikten steeds deze dubbele curve om de vorm ervan goed te kunnen beoordelen. Het beste is een stilstaand beeld te verkrijgen door een zogenaamde uitwendige synchronisatie van de oscillograaf en wel door koppeling van deze aan de output van de toongenerator. Hierdoor zal steeds de stip op het scherm zijn beweging van links naar rechts beginnen in dezelfde phase van de uit de toongenerator verkregen spanningswisseling. Hierdoor is het ook mogelijk de curven van microphonische effecten van verschillende plaatsen in het labyrinth afgeleid, wat phase betreft, met elkaar te vergelijken.

f. *Trilapparaat.*

Om zuivere phasemetingen te kunnen verrichten, construeerde Dr. Hl. de Vries een zogenaamd *trilapparaat*. Eigenlijk hebben wij twee verschillende typen gebruikt, maar wij zullen slechts het tweede meer in detail beschrijven. Zoals uit fig. 2 blijkt, bestaat het uit een grote luidsprekermagneet.

In de spleet, waar een radiaal naar buiten gericht magneetveld heerst, bevinden zich 2 om elkaar gewikkelde spoelen. Door de ene gaat de stroom van de toongenerator, zodat het systeem in trilling komt. In de tweede wordt een wisselspanning geïnduceerd, als de spoel trilt. Deze tweede spoel wordt daarom controle-spoel genoemd. De grootte van de spanning is een maat voor de momentane snelheid van de spoel. Die is dus het grootst, als de

spoel door de evenwichtsstand gaat. Op die wijze vinden wij dus ook de phase van de trilling. Helaas wordt er ook al een spanning in de contrôlespoel geïnduceerd, als deze stilstaat (bijvoorbeeld vastgeklemd is), en wel door inductiewerking van het magneetveld van de aandrijfspoel op de contrôlespoel. Deze spanning neemt

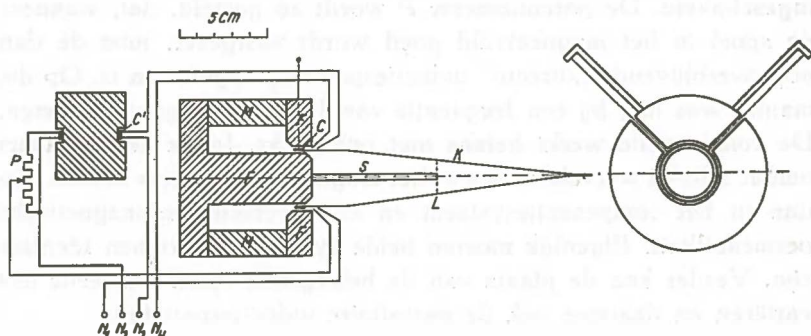


Fig. 2.
M : Magneetijzer.
F : Weekijzer.
C en C': Twee om elkaar gewikkelde spoelen.
S : Centreerstift.
K : Cellophaan kegel; wanddikte 0,1 mm.
P : Potentiometer.

evenredig met de frequentie toe, terwijl bij gelijkblijvende stroom in de aandrijfspoel de snelheid van het systeem, dus ook de inductiespanning, die we voor de meting gebruiken, juist afneemt bij grotere frequenties. Bij circa 500 tr per sec waren ze al even groot. In het eerste trilapparaat was hierin voorzien door beide spoelen niet om elkaar heen te wikkelen, doch ver van elkaar af in twee verschillende magneten te zetten. Daarmee verloor het bewegend systeem veel van zijn bewegingsvrijheid, doordat beide spoelen binnen de spleten moesten blijven. In het getekende apparaat is die bewegingsvrijheid zeer groot, wat met het oog op mogelijke bewegingen van de duif zeer nodig is. Heen en weer gaande bewegingen waren mogelijk, doordat het systeem aan twee draadjes was opgehangen (zie fig. 2). Ook al doordat het systeem vrij licht is (3,7 gr.), is het wel uitgesloten, dat het geleidingsmechanisme van het middenoor door een beweging van de duif beschadigd zou kunnen worden.

De storende inductiespanningen werden tenslotte grotendeels

gecompenseerd door een tweede spoel om een aparte ijzerkern te wikkelen (zie fig. 2). Daar deze spoel stilstaat, treden in haar alleen de genoemde (storende) inductiespanningen op. Een deel van de spanning, die door de potentiometer P geregeld kan worden, wordt nu tegen de spanning in de contrôlespoel ingeschakeld. De potentiometer P wordt zó gesteld, dat, wanneer de spoel in het magneetveld goed wordt vastgezet, juist de dan nog overblijvende „directe” inductiespanning opgeheven is. Op die manier was nog bij een frequentie van 1000 tr/sec goed te meten. De compensatie werkt helaas niet onbeperkt. In de eerste plaats omdat allerlei wervelstromen in het magneetsysteem iets anders zijn dan in het compensatiesysteem en door verschil in magnetische permeabiliteit. Eigenlijk moeten beide systemen volkomen identiek zijn. Verder kan de plaats van de bewegende spoel wel eens iets variëren en daarmee ook de parasitaire inductiespanning.

Enkele quantitative gegevens ontleend aan de documentatie van het instrument:

De maten zijn uit de figuur te zien. Verder is het volgende van belang. Aandrijfspoel: 52 windingen, dikte 4,2 mm koper, weerstand circa 3 Ohm; contrôlespoel: 64 windingen, dikte 0,09 mm koper; veldsterkte 5600 Gauss. Door een langere magneet te kiezen hadden wij dit misschien kunnen verdubbelen, hetgeen de bereikbare frequentie ook $2 \times$ zo groot zou hebben gemaakt. Ook hadden wij de spleetwijdte wel iets kleiner kunnen maken.

Gewicht bewegend systeem 3,7 gr.

Gevoeligheid. Van belang is de snelheid v , die de spoel gemiddeld bij zijn trilling heeft. Die blijkt te zijn:

$$v = \frac{15,6}{n} i$$

Hierin is i de stroomsterkte (in milli-ampères) en n de frequentie. De contrôlespoel geeft een spanning V , die evenredig is met v , nl.

$$V = 0,029 v \text{ Volt.}$$

Wij kunnen dus op twee manieren v vinden; de gevonden waarden stemden volkomen overeen.

Gewoonlijk werkt men met *geluid*, als men het trommelvlies wil laten trillen. Men zou graag willen weten, wat quantitatief het

verband tussen beide aandrijfmethoden is. Exact is dit niet op te geven. Veronderstellen wij echter eens, dat het trommelvlies precies de luchttrillingen volgt. Bij bepaalde frequenties van 1000—2000 tr/sec is dit bij benadering zo. Dan hoeven wij nog slechts de luchtamplitudo te kennen. Nu is bij circa 73 db de drukamplitudo van de geluidsgolf 1 dyne/cm² en de *snelheids*-amplitudo is dan $\frac{1}{40}$ cm/sec. Als dus de contrôlespoel een snelheids-amplitudo van bijvoorbeeld $\frac{1}{4}$ cm/sec heeft, dan is dit $10 \times$ zoveel als de lucht bij 73 db geeft. Deze beweging correspondeert dus met 93 db. Volgens de gewone fysische decibelschaal is ook bij andere frequenties de „aequivalente geluidsterkte” steeds zeg 93 db als de snelheidsamplitudo weer $\frac{1}{4}$ cm/sec is, hoewel de subjectieve luidheid bij lage frequenties weldra kleiner wordt.

De procedure bij gebruik van het trilapparaat is nu als volgt. Het bewegend systeem wordt aan het trommelvlies gelijmd (met velpon) tegen het dwarse uitsteeksel van de columella, nadat de gehoorgang op de in § 3 beschreven wijze is gereed gemaakt. De kop van de duif wordt zo geplaatst, dat de columella in het verlengde van het aandrijfsysteem staat. Verder wordt er voor gezorgd, dat het trommelvlies in zijn normale stand blijft (niet wordt ingedrukt bijvoorbeeld). Tenslotte wordt de magneet zó gesteld, dat de spoel zich op de juiste plaats in het magneetveld bevindt. Dit is eenvoudig te controleren door een merk op de doorzichtige conus, precies tegenover de top van de daartoe aangebrachte centreerstaf, te zetten (zie fig. 2).

Wanneer het systeem trilt, is de columella-beweging precies af te leiden uit de spanning van de contrôlespoel. Deze laatste wordt „zichtbaar” gemaakt door zijn spanning, na door een spanningsdeler geschikt verkleind te zijn, door dezelfde versterker te sturen, die ook voor de microphonische spanningen wordt gebruikt. Dit laatste is nodig, omdat dikwijls phaseverschuivingen in een versterker optreden. Nu deze voor contrôlespoel en te meten effect dezelfde zijn, zijn ze niet meer storend bij ons onderzoek. Zoals gezegd, correspondeert een maximum van de contrôle-spoel met een maximum van de snelheid van het systeem. Nu moeten wij nog weten, of een positieve spanning van de contrôlespoel betekent: beweging naar binnen of naar buiten. Dit laatste wordt gevonden door even met de hand het systeem bijvoorbeeld naar

buiten te bewegen. De verbindingen zijn steeds zo gemaakt, dat een naar buiten bewegende spoel — dus naar binnen bewegende columella — een positieve spanning geeft en een beweging naar boven op de oscillograaph.

De vraag ligt nog voor de hand: zijn columella en contrôlespoel wel precies in phase. Inderdaad zal de columella wel iets achter zijn. Een ruwe schatting kan men als volgt maken. Een geluidsgolf in het materiaal van het aandrijfsysteem zal circa $1/10000$ sec nodig hebben om van contrôlespoel naar top te lopen, dit is de lengte van de conus (ruim 10 cm) gedeeld door de geluidssnelheid (ruim 1000 m/sec), waarschijnlijk nog iets minder vanwege de conische vorm. Bij een frequentie 1000 is de top dus $1/10$ periode achter — of 36° . Vergelijkende metingen van de microphonische spanning bij verschillende frequenties hebben de indruk gegeven, dat de vertraging nog aanmerkelijk kleiner is.

Dat het systeem aan zijn punt belast is met het labyrintsysteem, is van geen belang, omdat dit laatste zo licht is. Het maakt dus ook geen verschil of men een en ander aan het labyrint verandert gedurende de proef. Hierin ligt, naar zal blijken, ook een bijzonder voordeel voor het trilapparaat. Bij sommige proeven werd wel geluid gebruikt. Dan bestaat de mogelijkheid, dat de *phase* van de columella-beweging door een of andere operatie verandert, hoewel men zorgt, dat aan het geluidssysteem niets wordt gewijzigd. Door een operatie kan namelijk de „acoustische impedantie” van het labyrint veranderen en daarmee meteen de phaserelatie tussen geluid en stapes.

De clic als prikkel.

Inplaats van een toon kan een zogenaamde clic als prikkel gebruikt worden. Een ideale clic zou men kunnen krijgen door één, zeer korte, stroomstoot door de luidspreker te sturen, zodat slechts één verdichting (of verdunning) van de lucht bij het oor, waaraan de clic wordt gepresenteerd, arriveert.

Meestal trilt de luidspreker even na, ook ontstaan er echo's tegen de omgevende wanden. Bovendien kunnen de vloeistoffen in het labyrint natrillen, zodat het zeker is, dat bij deze wijze van prikkeling nooit slechts één enkele beweging van de basilair membraan

of crista optreedt. Wel is zeker, dat de eerste beweging een bepaalde richting heeft. Een en ander werd aldus gerealiseerd:

Korte spanningsstoten werden verkregen uit het tijdbasisapparaat van de oscillograaf. (Juist op het moment, dat de zaagtand op het scherm naar links terugspringt, leiden wij zodoende een sterke korte elektrische stoot af door middel van een kleine condensator). Deze stoot werd via een versterker aan de luidspreker geboden, waarop deze laatste de clic gaf. Door omkering van de aansluiting van de luidspreker hadden wij het in de hand een zogenaamde „positieve” (verdichting) of „negatieve” (verdunning) clic te presenteren.

De beschreven wijze van handelen had het voordeel, dat de zaagtand op het fluorescentiescherm en de clic gesynchroniseerd waren. Hierdoor lagen alle beelden van de elektrische effecten als gevolg van de clics op het scherm op elkaar. Zonder synchronisatie zouden alle beelden door elkaar geprojecteerd worden, zodat geen curve zou zijn af te lezen. In navolging van *Davis*, *Gernandt* en *MacLure*, en van *van Eyck* hebben wij enkele proeven met de clic als prikkel verricht.

HOOFDSTUK III.

EIGEN ONDERZOEK.

§ 1. Inleiding.

Zoals reeds is beschreven, kunnen verschillende gedeelten uit het labyrinth, die een microphonisch effect zouden kunnen geven, worden verwijderd. Bij de meeste duiven werd drie tot vier weken vóór de eigenlijke proef de cochlea van het te gebruiken labyrinth geëxstirpeerd.

Als methode van elimineren van een crista kon steeds de gehele crista met de achterste verticale ampul worden verwijderd, zonder dat de rest van het labyrinth noemenswaard werd beschadigd. Deze zekere methode is, zoals reeds vermeld, slechts mogelijk bij de achterste crista. De twee voorste hebben wij steeds uitgeschakeld door de vliezige booggang in de betreffende benige kanalen door te snijden. Wij hebben reeds betoogd, dat hierdoor de *Tullio*-reactie uitvalt, die aanvankelijk is op te wekken na fenestratie van een booggang. Wij meenden op grond hiervan te mogen aannemen, dat ook wat betreft het microphonische effect, de crista na deze ingreep onwerkzaam zou zijn. Dit werd bovendien in later te beschrijven proeven bewezen.

Het uitschakelen van de sacculus als oorsprong van een microphonisch effect gebeurde practisch steeds tegelijk met de exstirpatie van de cochlea. Zeker weten wij dit laatste echter nooit en dus ook niet of het eventuele sacculus-effect geen rol meer speelt bij een cochlealoze duif.

Het uitschakelen van de utriculus zonder daarbij de twee voorste ampullen te vernielen is, zoals reeds beschreven, niet mogelijk. Wel bleek het te verwezenlijken de twee voorste ampullen en de utriculus te verwijderen zonder de achterste ampul te beschadigen. Van de hier opgesomde mogelijkheden hebben wij gebruik gemaakt om te komen tot een nadere analyse van de onder bepaalde omstandigheden afgeleide potentiaalschommelingen. De *Tullio*-

reactie hebben wij hierbij steeds als contrólereactie gebruikt, indien moest worden vastgesteld, dat een bepaalde crista goed functioneerde, of dat deze crista was uitgeschakeld.

§ 2. Het vestibulum-effect.

Op grond van de resultaten bij proeven met cochlealoze duiven, waarbij wij één of meer cristae uitschakelden als oorsprong van een microphonisch effect, menen wij te mogen concluderen, dat er een electrisch „vestibulum-effect” bij ons proefdier is af te leiden en wel met meer zekerheid dan *Bleeker* en *de Vries* dit konden zeggen. Wij laten eerst een aantal protocollen volgen, voordat wij hierop nader ingaan.

A. Protocollen.

Protocol duif 821. De cochlea rechts is $1\frac{1}{2}$ maand tevoren geëxstirpeerd. Urethaannarcose. Het voorste onderste quadrant van Ewald rechts wordt geopend. De erker is kraakbenig gesloten. Aan het ronde venster is geen microphonisch effect af te leiden; constante toon gedurende de gehele proef van frequentie 800 Hz, intensiteit 86 db.

- a. Er wordt een fistel aangelegd even boven de ampulla in de benige canalis posterior. Bij plaatsing van de afleid-electrode in dit venster (aardelectr. i.d. nekspieren) zien wij een microphonisch effect van 50 microvolt. De Tullio-reactie hierna bepaald is typisch voor prikkeling van de crista posterior; sterke neiging van de kop voorover, waarbij de snavel naar links wordt gedraaid.
- b. De vliezige canalis posterior wordt doorgesneden. Microphonisch effect dan 42 microvolt; de curve op de oscillograaf heeft een enigszins andere vorm dan bij a. Tullio-reactie: kop iets naar links, doch practisch geen effect (geen booggang- maar vestibulum-reactie).
- c. De vliezige ampul wordt verwijderd. Microphonisch effect dan 42 microvolt. Tullio-reactie: zeer zwakke neiging van de kop naar links zonder dat de snavel hierbij naar links draait (dus geen typische reactie als bij prikkeling van de crista horizontalis. Bedenken wij, dat de canalis externus en de canalis posterior elkaar kruisen (zie anatomie), dan zou een venster in de canalis posterior in mindere mate ook een venster in de canalis externus kunnen betekenen).

Protocol duif 822. Een maand vóór de eigenlijke proef is de cochlea links geëxstirpeerd. Urethaannarcose. Opening van het voorste bovenste quadrant van Ewald links.

- a. Er wordt een venster gemaakt in de canalis verticalis anterior vlak boven de ampul. Tullio-reactie: fraai, kop naar achteren, waarbij de snavel naar links draait.

Microphonisch effect bij toon 700 Hz, 86 db : 50 microvolt.

"	800	"	86	"	: 58	"
"	900	"	87	"	: 54	"
"	1000	"	88	"	: 50	"
"	1200	"	90	"	: 42	"

- b. Het vliezige kanaal wordt doorgesneden. **Tullio-reactie**: dan opgeheven, mogelijk lichte neiging van de kop naar rechts.
Microphonisch effect: bij alle bovengenoemde tonen nog practisch even groot, vorm van de curven iets anders.
- c. Vliezige ampul wordt blootgelegd, waarbij ervoor wordt gewaakt de ampulla externa en het vestibulum zoveel mogelijk te sparen. Daarna wordt even de vliezige ampulla samengedrukt zonder deze te openen. De **Tullio-reactie** blijft negatief.
Microphonische effecten als bij b.
- d. In de vliezige ampul gesondeerd, waarbij zeker niet te diep geprikt wordt (in de richting van de utriculus) met de sonde. **Tullio-reactie** en microphonisch effect als bij c. De crista moet hierbij wel vernield zijn.
- e. In het vestibulum gesondeerd: geen **Tullio-reactie** en geen microphonisch effect meer.

Protocol duif 830. Drie weken tevoren was de cochlea links geëxstirpeerd. Urethaannarcose. Toon 800 Hz, 90 db, gedurende gehele proef zelfde toon gebruikt. De voorste twee quadranten van **Ewald** worden geopend, zodat alle ampullen en het vestibulum toegankelijk zijn voor een eventuele ingreep. Wij zien, dat de erker weer gesloten is en dat het ronde venster nog aanwezig is. Van dit venster is geen microphonisch effect af te leiden. Bij plaatsing van de electrode op het „dak” van het vestibulum is bij toongevening ook geen effect te bespeuren op de oscillograaf.

- a. Wij maken een klein gaatje in het dak van het vestibulum vlak achter de welvingen van ampulla externa en ampulla anterior. Bij plaatsing van de electrode in dit openingetje wordt er een **microphonisch effect** gevonden van 34 microvolt.
Tullio-reactie: lichte neiging van de kop naar rechts.
- b. Venstertje gemaakt even boven de ampulla in de benige canalis verticalis anterior.
Microphonisch effect (met electrode in vestibulum gaatje): 83 microvolt.
" " (met electrode in fenestra canalis ext.): 34 microvolt.
Tullio-reactie: kop beweegt sterk achterover, waarbij de snavel naar links draait.
- c. Fenestra erbij in canalis horizontalis.
Microphonisch effect (electrode in vestibulum): 100 microvolt.
" " (electrode in fenestra canalis externus): 50 microvolt.
Tullio-reactie: kop achterover en sterk naar rechts gedraaid (deze reactie is als een combinatie van prikkeling van de crista anterior en de crista externa op te vatten).
- d. De benige bedekking van de vliezige ampullen en het dak van het vestibulum worden verwijderd, zodat wij de vliezige ampullen en de inhoud van het vestibulum in een driehoekig gat zien liggen.
Tullio-reactie: nihil.
Microphonisch effect: 108 microvolt (electrode in vestibulum).

- c. Achter de vliezige ampullen wordt met een fijn naaldje uit de inhoud van het vestibulum een wit „klompje” omhoog getrokken (de utriculus macula).
Tullio-reactie: nihil.
Microphonisch effect: geheel verdwenen.

Protocol duif 864: Een maand vóór de eigenlijke proef werd de cochlea links geëxstirpeerd. Urethaannarcose. Toon 800 Hz, ± 80 db, constant. Voorste twee quadranten van Ewald geopend.

- a. Fenestra in het vestibulum aan de laterale zijwand tussen de welvingen van de ampul van het horizontale kanaal en de ampulla posterior. Electrode hierin.
Microphonisch effect: 34 microvolt.
Tullio-reactie: lichte neiging van de kop naar rechts.
- b. Gaatje in canalis posterior vlak achter de ampul.
Microphonisch effect (in vestibulum): 68 microvolt.
 „ „ (in canalis posterior): 42 microvolt.
Tullio-reactie: sterke beweging van de kop naar voren, waarbij draaiïng van de snavel naar rechts.
- c. Vliezige booggang canalis posterior doorgesneden.
Microphonisch effect (in vestibulum): 58 microvolt.
 „ „ (in canalis posterior): 58 microvolt.
Tullio-reactie: lichte neiging van de kop naar rechts.
- d. Ampulla posterior verwijderd.
Microphonische effecten en Tullio-reactie als bij c.
- e. Fenestra in de canalis externus vlak boven de ampul.
Microphonisch effect (electrode in vestibulum): 50 microvolt.
 „ „ (electrode in canalis externus): 50 microvolt.
Tullio-reactie: sterke draaiïng van de kop naar rechts.
- f. Fenestra erbij in canalis verticalis anterior vlak boven de ampul.
Effect in alle gaten 42 microvolt.
Tullio-reactie: kop naar rechts gedraaid en achterover gekanteld (combinatie van crista anterior- en crista externa-prikkeling).
- g. De vliezige booggangen van de canalis externus en de canalis verticalis anterior doorgesneden.
Tullio-reactie: kop licht naar rechts geneigd.
Microphonisch effect (in vestibulum): 40 microvolt.
 „ „ (in andere gaatjes): 18—30 microvolt.
- h. In het vestibulum gesondeerd: geen microphonisch effect meer.
Tullio-reactie: kop neigt iets naar links.

B. *Opgedane ervaringen en conclusies.*

De boven aangehaalde protocollen vormen slechts enkele typische voorbeelden uit een proefreeks bij een veertigtal duiven, waarbij dergelijke onderzoeken werden verricht. De ervaringen hierbij opgedaan zullen wij in het kort samenvatten.

- a. Het microphonische effect afgeleid uit een venster in de canalis posterior verandert weinig, indien de crista posterior wordt verwijderd. Het hierna gemeten effect kan als afkomstig uit het

vestibulum worden beschouwd, daar uit de *Tullio*-reactie blijkt, dat er slechts een utriculus-prikkeling is overgebleven. Van prikkeling van de crista anterior en de crista externa blijkt bij deze *Tullio*-reactie niets (zie protocol duif 821).

b. Doorsnijding van de vliezige canalis verticalis anterior doet wel de *Tullio*-reactie, doch niet het microphonische effect verdwijnen. Mocht de crista anterior nog wel tot het geven van een microphonisch effect in staat zijn na de doorsnijding, dan zal dit toch vermoedelijk niet meer zo zijn, nadat de vliezige ampul is samengedrukt, of nadat hierin is gesondeerd. Ook hier blijkt na de bedoelde doorsnijding niets van prikkeling van andere cristae uit de *Tullio*-reactie en wij kunnen dus veronderstellen, dat het resterende microphonische effect in het vestibulum zijn oorsprong vindt (zie protocol duif 822).

c. Na doorsnijding van de drie vliezige booggangen vinden wij in het vestibulumgaatje nog een goed meetbaar microphonisch effect. In de fenestrae van de booggangen is dit veel kleiner. De *Tullio*-reactie duidt slechts op een lichte utriculus-prikkeling (zie protocol duif 864).

d. Zodra in het vestibulum zelf gesondeerd wordt, is het microphonische effect, dat na doorsnijding van de vliezige booggang overbleef, direct verdwenen (zie protocol duif 830). Wij zien zelfs, dat dit effect afhankelijk lijkt van een wit orgaantje, dat wij uit het vestibulum naar buiten kunnen trekken. Het ligt vlak onder de voorste twee ampullen op de bodem van het vestibulum. Dat dit orgaantje door sondage in de benige voorste ampullen gemakkelijk wordt beschadigd, is duidelijk. Wij zagen, dat sondage in achterwaartse richting door het gemaakte vestibulumgaatje meestal niet veel verandert aan het aldaar afgeleide microphonische effect. Toen wij echter eenmaal gezien hadden, waar de „zwakke” plek in het vestibulum lag, konden wij met één fijne picure ons microphonisch effect doen verdwijnen.

Dr. W. G. Perdok *) heeft het „witte klompje” met de polarisatiemicroscoop onderzocht en vastgesteld, dat het bestaat uit een grote hoeveelheid calcietskristallen. Hiermede is wel bewezen, dat dit de macula utriculi is.

*) Dr. W. G. Perdok is conservator aan het Kristallographisch Instituut der Rijks-Universiteit te Groningen.

e. Nadat de twee vliezige voorste ampullen zijn blootgelegd, is er geen *Tullio*-reactie op te wekken, die duidt op een crista-prikkeling. Wel is er nog een microphonisch effect af te leiden. Hieruit zou kunnen blijken, dat de cristae zeer gemakkelijk worden beschadigd. De dieper liggende maculae ondervinden van deze manipulatie geen nadeel, hetgeen blijkt uit het grote microphonische effect, dat nog is op te wekken (zie protocol duif 830).

Ook is het mogelijk, dat een crista na blootleggen van de vliezige ampul niet wordt beschadigd, doch dat er geen adaequate prikkeling meer mogelijk is, doordat de endolympe naar alle kanten kan uitwijken. Hierdoor zou de cupula niet in beweging behoeven te komen en dus de *Tullio*-reactie niet op te wekken zijn.

f. Vergelijken wij de grootte van de verschillende effecten vóór en na doorsnijding van een vliezige booggang, dan zien wij practisch steeds een kleiner effect optreden na deze ingreep. Ook de vorm van de curve verandert. Na verwijdering van de achterste ampul zien wij bij duif 821 ook een kleiner effect dan het aanvankelijke. Bij sommige proeven was dit tweede effect echter ook wel eens groter dan de aanvankelijk gemeten potentiaalschommelingen en die na doorsnijding van de vliezige booggang. Hierbij moeten wij echter bedenken, dat de uitwijkmogelijkheden voor de labyrinthvloeistoffen na verwijdering van de achterste ampul zeker beter zijn, dan na fenestratie van de benige booggang of doorsnijding van de vliezige booggang het geval is. Wij hebben meer-malen gezien, dat het microphonische effect, gemeten in de opening in de achterste verticale booggang, na verwijdering van de ampulla posterior ongeveer even sterk in grootte en vorm veranderde bij hoge als bij lage tonen. Het is dus niet zo, dat bijvoorbeeld de crista op trillingen van grotere frequentie zou reageren dan de utriculus (eventueel sacculus). Indien dit wél het geval was, zouden wij hoofdzakelijk met een crista-effect te doen hebben, indien wij werkten met een geluidstrilling boven een bepaalde frequentie, en zouden wij dus door keus van de frequentie van de prikkeltoon in staat zijn speciaal de crista of de utriculus te prikkelen.

Ter illustratie moge fig. 3 dienen. Hierin zijn de „equalresponse” curven weergegeven, die werden afgeleid uit een booggangvenster in de canalis verticalis posterior, respectievelijk vóór en na exstir-

patie van de vliezige ampul bij duif 901. Bij deze duif was een maand tevoren de cochlea verwijderd.

g. Bij de vergelijking van de grootte van de elektrische effecten in een booggangfistel gemeten met die afgeleid bij plaatsing van de electrode in het vestibulum valt op, dat de laatste belangrijk groter zijn dan de eerste. De afstand van de afleid-electrode tot de oorsprong van het effect lijkt hierbij een rol te spelen.

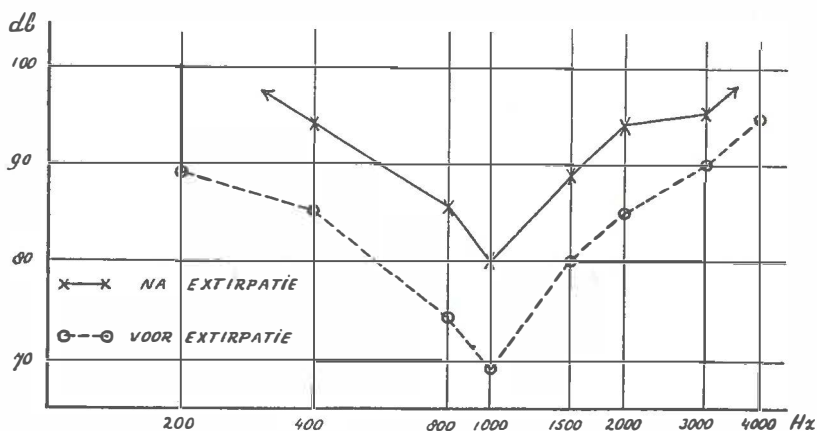


Fig. 3.

h. Dat wij bij vergelijking van de grootte van elektrische effecten voorzichtig moeten zijn, wordt aangetoond door de bevindingen bij duif 864. Hier zien wij een steeds kleiner wordend vestibulum-effect, terwijl de uitwijkmogelijkheden voor de vloeistoffen steeds gunstiger worden. Dit namen wij herhaaldelijk waar en meenden wij te mogen wijten aan verschillende veranderingen in het labyrint door de vele manipulaties, die de duif gedurende de proef doormaakte. Afvloeien van peri- en endolympe is bijvoorbeeld niet te vermijden bij opening van benige en vliezige booggangen. Dit zal zonder twijfel de zintuigvlekken beschadigen.

i. Bij de punten g. en h. van het protocol van duif 864 zien wij vóór destructie van de vestibuluminhoud een *Tullio*-reactie, waarbij de duivenkop van het geluid af beweegt (utricleus-prikkeling). Hierna beweegt de kop bij toongeving naar het geluid toe. Ook dit verschijnsel hebben wij dikwijls waargenomen. Wij menen, dat

het is op te vatten als een vluchtreactie, opgewekt door prikkeling van het niet geopereerde oor. Het bleek namelijk, dat de reactie het sterkst was, indien het geluid aan dit oor gepresenteerd werd.

Op grond van bovengenoemde ervaringen komen wij tot de conclusie, dat het bewezen lijkt, dat de in het vestibulum zetelende *utricleus* een microphonisch effect kan opleveren en dat wij dit bij fenestratie van een booggang afleiden (eventueel tezamen met het crista-effect), indien wij ons proefdier aan geluid blootstellen. Wordt er in het benige vestibulum een opening gemaakt, dan is slechts een microphonisch *utricleus*-effect te meten. Dat ook de *sacculus* bij dit „vestibulum-effect” een rol zou spelen, lijkt onwaarschijnlijk gezien de reeds eerder genoemde ervaringen van *Benjamins* en *Huizinga*. Wij hebben zes duiven, waarbij cochlea exstirpatie was verricht, microscopisch onderzocht. Ook wij vonden steeds een vernielde vliezige *sacculus* in de praeparaten. Grote gedeelten van de *macula sacculi* bleken wel intact, doch een goede functie hiervan leek niet waarschijnlijk.

§ 3. Het crista-effect.

A. Inleiding.

Het lijkt bij de proeven als bij duif 821 en 822, alsof wij ons over het bestaan van een crista-effect te grote illusies hebben gemaakt. Hierbij constateerden wij, dat er in het algemeen vóór en na exstirpatie van de crista posterior een ongeveer even groot microphonisch effect is waar te nemen, al verandert de vorm van de curve wel wat. Beschouwen wij daarbij echter de proeven van *de Vries* en *Bleeker*, dan kunnen wij desondanks het bestaan van het crista-effect niet ontkennen. Bij de beschrijving van de proef bij duif 767 in *Bleeker's* proefschrift zien wij bij een cochlealoze duif, dat het aanvankelijk in de voorste verticale booggangfistel afgeleide effect, na vernielen van de ampul, practisch verdwenen is (wij vermoeden op grond van onze ervaringen, dat hierbij de *utricleus* defect zal zijn geraakt, doordat deze bij het sonderen van de ampul geraakt werd). Als hierna de horizontale booggang geopend wordt, is er wederom een goed meetbaar electric effect waar te nemen. Dit lijkt toch wel van de crista horizontalis afkomstig te zijn.

Bij de proeven als bij duif 830 blijkt, dat het elektrische effect in het vestibulum gemeten, groter wordt, indien er een fenestratie van bijvoorbeeld de canalis verticalis anterior volgt. Dit effect neemt wederom in grootte toe na opening van een tweede booggang (bijvoorbeeld de canalis externus). Het is mogelijk, dat dit feit verklaard moet worden door betere prikkelingsmogelijkheden van de utriculus na het maken van verschillende uitwijkplaatsen voor de labyrinthvloeistoffen. Het is echter meer waarschijnlijk, dat er na fenestratie van een booggang bij het vestibulum-effect een crista-effect wordt gemeten.

Voordat wij dit laatste echter mogen aannemen, moet worden bewezen, dat er een crista-effect bestaat. Hiertoe zou het mogelijk moeten zijn de utriculus te vernielen, terwijl de cristae gespaard blijven; anatomisch gedacht (zie § I) is dit slechts met de achterste verticale crista mogelijk. Verder kan men het geluk hebben, dat de utriculus „slecht” functionneert, waardoor het crista-effect sterk overheerst (zie hoofdstuk IV). Dat er voor de „solitaire” achterste crista nog reactiemogelijkheden overblijven na verwijdering van utriculus en voorste ampullen, hebben wij bewezen met een aantal proeven. Alvorens op de resultaten hiervan in te gaan volgen twee protocollen.

B. *Protocollen.*

Protocol duif 885. Vier weken tevoren werd de cochlea links geëxstirpeerd. Urethaannarcose. Voorste twee quadranten van Ewald links geopend, zodat het gehele labyrinth vrij ligt. Toonfrequentie 1000 Hz, intensiteit 80 db, constant gehouden gedurende de proef. Frequentie zaagtand van de oscillograaf 500/sec, zodat twee curven op ons scherm zijn te zien. Wordt de afleid-electrode tegen het ronde venster geplaatst, dan is met de maximum geluidsterkte (102 db) geen microphonisch effect af te leiden.

- a Venstertje in het benige vestibulumdak vlak achter de welving van de twee voorste ampullen. Electrode hierin geplaatst.

Microphonisch effect: 25 microvolt.

Tullio-reactie: lichte neiging van de kop naar rechts.

- b. Fenestratie van de benige canalis verticalis anterior vlak boven de ampulla. Electrode in vestibulumgaatje.

Microphonisch effect: 42 microvolt.

„ „ (electrode in venster canalis anterior): 34 microvolt.

Tullio-reactie: sterke neiging van de kop achterover, waarbij de snavel naar links draait (typische Tullio-reactie).

- c. Fenestratie van benige canalis horizontalis direct boven de ampulla.

Microphonisch effect (electrode in vestibulum): 68 microvolt.

„ „ (electrode in venster canalis externus): 34 microvolt.

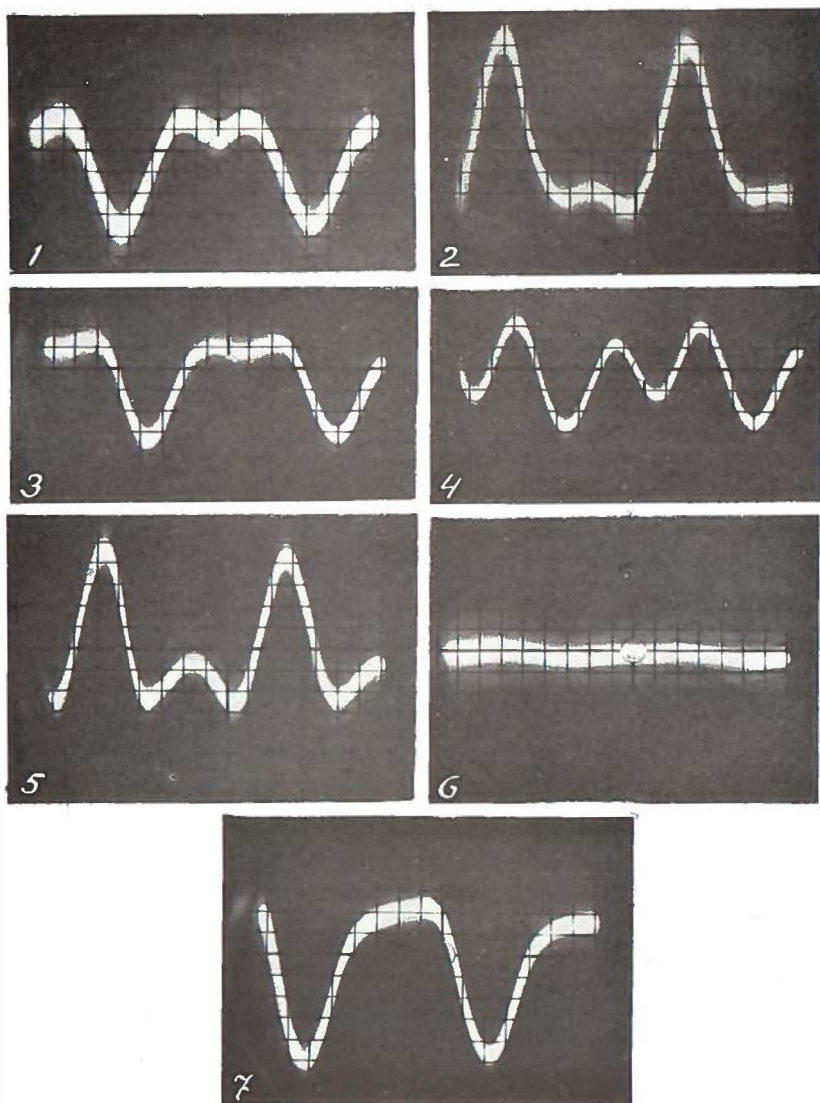


Fig. 4. Curven van de microphonische effecten afgeleid bij duif 876.
Verklaring: zie tekst.

Tullio-reactie: kop sterk naar rechts gedraaid en achterover gekanteld (combinatie van Tullio-reactie als bij prikkeling van de twee voorste cristae).

- d. Het venster in het vestibulumdak wordt naar voren toe vergroot, zodat de vliezige ampullen en de inhoud van het vestibulum bloot komen. De vliezige ampullen worden naar buiten geluxeerd evenals de vestibulum inhoud met het bekende witte orgaantje. Het vestibulum wordt hierna met **Ringervloeistof** gevuld. Dan wordt wederom de electrode in het vestibulum geplaatst. Bij presenteren van geluid (ook maximum intensiteit) is geen microphonisch effect meer af te leiden.
- e. Het gat in het vestibulumdak wordt met een stijf wattenpropje, gedrenkt in **Ringer**, stevig dichtgestopt. Hierna volgt geen Tullio-reactie bij toongeving (fenestrae in canalis anterior en canalis externus nog aanwezig).
- f. Fenestratie van de benige canalis posterior vlak boven de achterste ampul. **Microphonisch effect** (electrode in dit venster): 34 microvolt.
Tullio-reactie: duidelijke neiging van de kop voorover, waarbij de kop iets naar rechts draait.

Protocol duif 876 (fig. 4). De proef verliep precies als bij duif 885. De toon, die werd gebruikt, had een frequentie van 900 tr/sec en een intensiteit, die enkele keren gewisseld werd (zie waarden achter microphonisch effect).

- a. (Photo 1) Effect gemeten in vestibulumgaatje: 37 microvolt (90 db) (schaal 30).
- b. („ 2) Effect gemeten in vestibulumgaatje als ook de canalis anterior is gefenestreerd: 58 microvolt (85 db) (schaal 30).
- („ 3) Electrode geplaatst in venster canalis anterior: 34 microvolt. (90 db) (schaal 30).
- c. („ 4) Na fenestratie canalis externus effect gemeten in het vestibulumgaatje: 100 microvolt (90 db) (schaal 100).
- („ 5) Effect gemeten in canalis externus: 50 microvolt (90 db) (schaal 30).
- d. („ 6) Electrode in het vestibulum na exstirpatie van de voorste twee ampullen en de utriculus: nihil (90 db) (schaal 30).
- f. („ 7) Electrode, na dichtstoppen van het gat in het vestibulum, in het gemaakte venster in de achterste verticale booggang: 50 microvolt (95 db) (schaal 30).

De **Tullio-reacties**, die gecontroleerd werden na het maken van de photo's 3 en 5, waren zeer overtuigend voor het intact zijn van de cristae. Na photo 6 was er geen Tullio-reactie op te wekken, terwijl na photo 7 weer een duidelijke kop-beweging, zoals bij prikkeling van de crista posterior hoort, viel waar te nemen.

Er dient nog even de aandacht op te worden gevestigd, dat het op photo 4 afgeleide effect met een andere schaal van voorversterking werd gemeten. Het beeld was op „schaal 30” gemeten 10/3 keer zo groot als wij hier zien. Het kwam daardoor niet op het scherm van de oscillograaf, reden waarom schaal 100 werd gebruikt. Vergelijking van de grootte van de effecten in de verschillende fasen van de proef is niet goed mogelijk door de wisseling in intensiteit van het geluid.

C. Nadere opmerkingen over het „solitaire” crista-effect.

Bij de hier aangehaalde proeven werd niet getracht na te gaan, of de laatste effecten (punt f) weer verdwenen bij doorsnijding van de vliezige booggang of door exstirpatie van de achterste ampul, omdat wij het labyrinth microscopisch wilden controleren. Bij 30 andere duiven werd dezelfde proef verricht. Slechts acht keer zagen wij een fraaie *Tullio*-reactie en een goed crista-effect van de achterste crista, zes keer waren beiden zwak, nadat zoals boven beschreven de rest van het labyrinth was uitgeschakeld.

Dat één positieve proef hier meer zegt dan een aantal negatieve, is wel duidelijk. Het is toch geen wonder na alle manipulaties, die het labyrinth moet ondergaan, voordat wij de crista posterior alléén overhouden, dat deze achterste crista in vele gevallen reeds is beschadigd, of dat de trillingen deze crista niet bereiken en dat deze zodoende geen *Tullio*- of crista-effect meer geeft. Het bleek bij de negatieve proeven, dat wij een enkele keer een zeer klein microphonisch effect zagen (6—10 microvolt), zonder dat er sprake was van een zichtbare *Tullio*-reactie. Een zichtbare *Tullio*-reactie zonder microphonisch effect kwam niet voor. Bij positieve proeven was steeds een goed meetbaar crista-effect af te leiden (tot 50 microvolt) en was de *Tullio*-reactie duidelijk waar te nemen. Vier maal sneden wij de vliezige booggang door, waarna onze effecten direct verdwenen. Dit was ook bij de exstirpatie van de achterste ampul steeds het geval. Bij onze phasemetingen van het crista-effect (zie later) hebben wij de vliezige achterste ampul blootgelegd, nadat in het booggangvenster het elektrische effect was geregistreerd en nadat de *Tullio*-reactie positief was uitgevallen. Het bleek, dat na deze ingreep geen *Tullio*-reactie meer was op te wekken en dat het elektrische effect was verdwenen, hoe voorzichtig wij deze ingreep ook verrichtten.

D. Microscopie van drie duivenlabyrinthen.

De duiven 872, 876 en 885, werden na het afleiden van het „solitaire” crista-effect, gedood. De koppen werden, na fixatie in vloeistof volgens *Wittmaack*, ontkalkt. Daarna werden ze ingebed in celloïdine en, ongeveer in het horizontale vlak, van boven naar onder in coupes van 50 μ dikte gesneden. Om de andere werden

deze coupes op objectglazen in serie geplakt en gekleurd met haematoxyline-eosine. Vergelijking met de niet geopereerde zijde maakte het zeer gemakkelijk te zien, welke zintuigvlekken verdwenen of vernield waren en welke niet. Doordat de coupes niet precies horizontaal door de duivenkop verliepen, was hetzelfde niveau van het ene labyrint meestal een paar coupes hoger of lager terug te vinden aan de andere kant.

De bevindingen waren bij alle drie de series volkomen gelijk. In het kort zullen we beschrijven welke ervaringen hierbij werden opgedaan:

De crista posterior van het geopereerde labyrint bleek steeds volkomen intact te zijn. De macula utriculi en de cristae van de voorste verticale en de horizontale ampul waren aan de geopereerde zijde niet terug te vinden. Deze waren steeds volkomen verwijderd. Van het vliezige labyrint in het vestibulum waren soms nog geringe resten aanwezig, soms ontbrak ook dit geheel. In het vestibulum bevond zich een donker gekleurde massa: labyrint-vloeistof gemengd met bloed. De opening in het dak van het vestibulum bleek door de wattenprop volkomen te zijn afgesloten. De vensters in de booggangen waren steeds terug te vinden.

De columella en de voetplaat in het ovale venster waren ongeschonden. Van de vliezige cochlea was niets terug te vinden. De benige cochlea was onder gevuld met fibreus bindweefsel, bovenin ter plaatse van de vensters was het bindweefsel veel meer losmazig, zelfs waren hier steeds enige cysteuze holten aanwezig. Naar alle waarschijnlijkheid waren deze het gevolg van de trillingen, die ook na de exstirpatie via de columella op de labyrint-vloeistoffen bleven inwerken. Het feit, dat er zo'n grote tegenstelling bestaat tussen de inhoud van de cochlea in het onderste en bovenste gedeelte, is van de grootste betekenis. Doordat boven het weefsel zo losmazig is, wordt de columellavoetplaat namelijk niet gefixeerd. Door de grote cysteuze ruimte is een voortgeleiding van de trillingen naar de zintuigvlekken in de pars superior, na fenestratie, gemakkelijk mogelijk. De vliezige sacculus was steeds gescheurd. De macula bleek min of meer normaal van uiterlijk te zijn. Dat deze bij de cochlea-exstirpatie niet mede verwijderd werd, lag vermoedelijk aan haar beschermde plaats, aan de mediale beenwand bovenin de pars inferior van het labyrint.

Hieronder volgt de beschrijving van de microphoto's, die in de figuren 5, 6 en 7 zijn afgebeeld:

De photo's 1 en 2 vertonen de beelden van coupe 81 R. en 65 L. van duif 876 (vergroting $9\times$). We zien zeer goed aan beide zijden het trommelvlies (1), de columella (2) en de voetplaat in het ovale venster (3). R. zien we een normale vliezige cochlea, met de stria vascularis, in lengterichting getroffen (4). L. zijn het losmazig bindweefsel en de cysteuze ruimten bovenin de cochlea te zien (5). Het valt duidelijk op, dat het weefsel meer naar beneden fibreuzer is (6). De vliezige sacculus is R. duidelijk terug te vinden (7). L. ontbreekt deze. Daar is nog wel iets van de macula sacculi aanwezig. De macula utriculi (8) en de crista horizontalis (9) zijn R. fraai getroffen. Het vliezige vestibulum is ongeschonden. L. ontbreken deze volkomen. Daar zien we in het vestibulum en in de ampulla horizontalis donker gekleurde massa's: labyrinthvloestof, waarin bloed (10). Bovendien is zeer duidelijk de wattenprop, die het venster in het dak van het vestibulum afsluit, te zien (11).

De photo's 3 en 4 zijn afbeeldingen van de coupes 88 R. en 93 L. van duif 885 (vergroting $12\times$).

We zien R. de normale crista posterior (1) en een dwarsdoorsnede van de normale cochlea met de stria vascularis (2) en met de voetplaat in het ovale venster (3). L. is ook een normale crista posterior te zien (1). De cochlea is gevuld met cysteuze ruimten (4). De voetplaat is ongeschonden (3).

Op photo 5 (coupe 61 L. van duif 876, vergroting $20\times$) is de nervus utricularis te zien op de plaats van intrede in het vestibulum (1). We zien ook de ganglion-cellen in het ganglion van Scarpa. De crista externa en de macula utriculi ontbreken. Wel is in de ampulla horizontalis (2) en in het vestibulum (3) de donker gekleurde massa te zien. De wattenprop in het venster in het vestibulum-dak valt weer dadelijk op (4).

E. Conclusies.

De conclusies, die wij menen te mogen trekken uit de beschreven ervaringen bij onze proeven, zijn de volgende:

a. Het bestaan van het crista-effect is bewezen, doordat wij

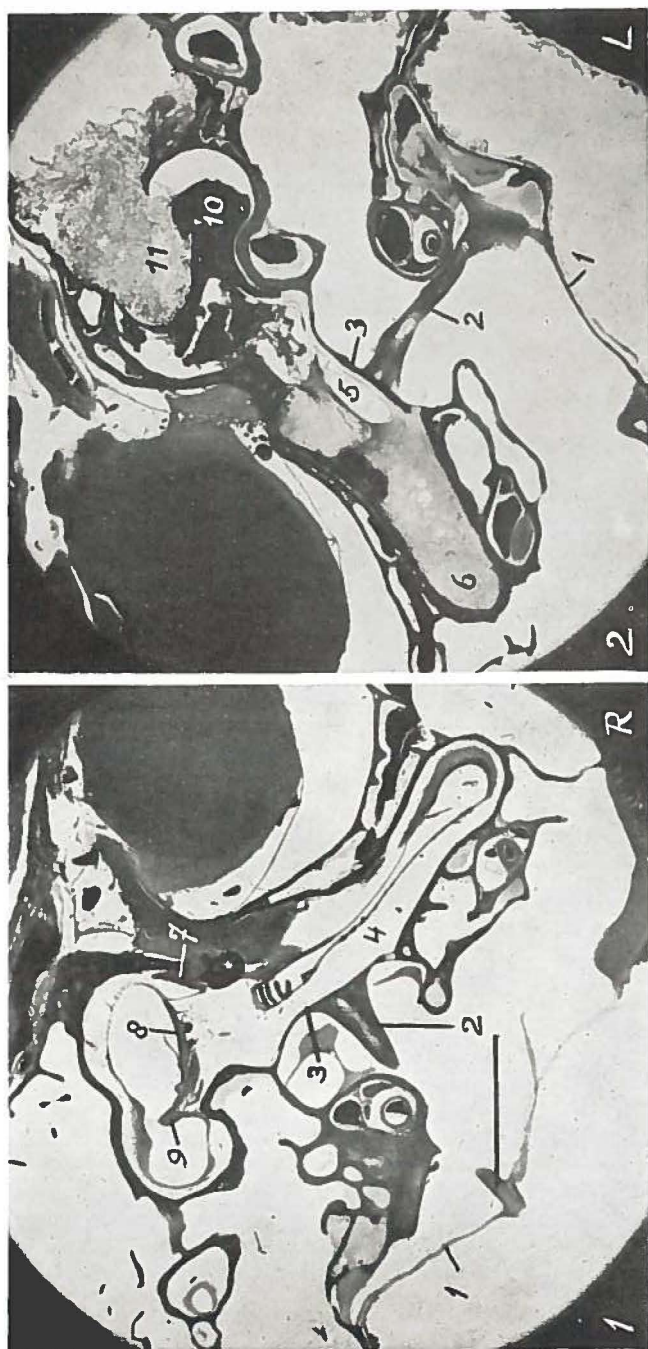


Fig. 5. Microphoto's duif 876. Verklaring: zie tekst.



Fig. 6. Microphoto's duif 885. Verklaring: zie tekst.



Fig. 7. Microphoto duif 876. Verklaring: zie tekst.

zeker zijn, dat alle elementen, die een microphonisch effect zouden kunnen geven, behalve de crista posterior zijn uitgeschakeld. De utriculus en de twee voorste ampullen zijn verwijderd. De sacculus zou een in het vestibulumgat nog meetbaar effect moeten geven, indien deze niet was uitgeschakeld.

b. Doorsnijding van een vliezige booggang betekent de uitschakeling van een crista als oorsprong voor een microphonisch effect, zoals de uitval van de *Tullio*-reactie na deze ingreep doet vermoeden.

c. Na het blootleggen van een vliezige ampul is er van de crista van deze ampul geen microphonisch effect af te leiden, terwijl ook de *Tullio*-reactie uitvalt. Dit zou, zoals reeds gemeld, kunnen worden verklaard:

1. doordat de crista hierbij wordt beschadigd;
2. doordat er geen adequate prikkeling van de crista mogelijk is, daar de labyrinthvloeistoffen naar alle kanten kunnen uitwijken.

d. Indien de *Tullio*-reactie na fenestratie van een booggang bewijst, dat de crista van het betreffende kanaal nog intact is, worden bij plaatsing van de electrode in het booggangvenster de microphonische effecten van de utriculus en de betreffende crista tezamen afgeleid.

Is de *Tullio*-reactie negatief, dan moet het effect als alléén van de utriculus afkomstig worden beschouwd.

§ 4. Andere manifestaties van het crista-effect.

In de inleiding tot het crista-effect opperden wij de mogelijkheid, dat het in het vestibulumgatje gemeten microphonische effect na fenestratie van een booggang groter wordt, doordat er dan een crista-effect bij het utriculus-effect wordt geregistreerd.

Wij zien dit verschijnsel optreden bij de reeds beschreven proeven bij duif 885 en 876 na fenestratie van de twee voorste booggangen. Dat ook na opening van de derde booggang het in het vestibulum gemeten effect groter wordt, illustreert de proef bij duif 850, waarvan hier het protocol volgt. Tevens vermelden wij de protocollen van enkele andere proeven alvorens op de bevindingen nader in te gaan.

A. *Protocollen.*

Protocol duif 850. Cochlealoze duif, cochlea rechts drie weken tevoren verwijderd. Urethaannarcose. Opening voorste twee quadranten van Ewald. Toon 800 Hz, constant, 82 db.

- a. Fenestra in canalis externus.

Microphonisch effect (electrode in dit venster): 42 microvolt.

- b. Fenestra er bij in het vestibulumdak.

Microphonisch effect (bij plaatsing van de electrode in dit venster): 100 microvolt.

- c. Fenestra erbij in canalis anterior.

Microphonisch effect (electrode hierin): 75 microvolt.

" " (electrode in vestibulum): 150 microvolt.

- d. Fenestra erbij in canalis posterior.

Microphonisch effect (electrode hierin): 42 microvolt.

" " (electrode in vestibulum): 170 microvolt.

- e. De twee voorste vliezige ampullen worden met de inhoud van het vestibulum verwijderd door deze naar buiten te luxeren. Hierbij zien wij het bekende witte orgaantje (macula utriculi) naar buiten komen. Het gat, dat voor deze ingreep in de benige ampulla anterior en externa en het vestibulumdak moet worden gemaakt, wordt, na aanvullen van de vestibuluminhoud met Ringer-vloeistof, met een wattenprop (gedrenkt in fysiologisch water) dichtgestopt. Hierna kunnen wij een duidelijke **Tullio**-reactie opwekken, zoals behoort bij prikkeling van de crista posterior: kop voorover en snavel iets naar links. Het dan gemeten microphonische effect is nog 40 microvolt.

Protocol duif 895. De cochlea is één maand tevoren geëxstirpeerd. Urethaannarcose. Opening van de voorste twee quadranten van Ewald links. Erker is dichtgegroeid. Geen microphonisch effect af te leiden van het ronde venster, toonfrequentie 800 Hz, intensiteit 80 db gedurende de gehele proef.

- a. Klein gaatje in het dak van het vestibulum vlak achter de voorste twee ampullen.

Tullio-reactie: lichte neiging van de kop naar rechts.

Microphonisch effect: 34 microvolt.

- b. Fenestra erbij in de canalis externus.

Microphonisch effect (electrode in vestibulum): 80 microvolt.

" " (electrode in fenestra canalis externus): 34 microvolt.

Tullio-reactie: kop draait sterk naar rechts. Typische **Tullio**-reactie dus.

- c. Doorsnijding van de vliezige canalis externus.

Tullio-reactie: kop iets voorover en naar rechts (niet duidelijke oorsprong).

Microphonisch effect (in vestibulum): 66 microvolt.

" " (in canalis externus): 16 microvolt.

- d. Fenestra in canalis anterior aangelegd.

Microphonisch effect (in vestibulum): 80 microvolt.

" " (in canalis anterior): 38 microvolt.

Tullio-reactie: kop sterk naar achteren, waarbij snavel naar links.

Weer typische **Tullio**-reactie.

- e. Vliezige canalis anterior doorgesneden.

Tullio-reactie: kop iets voorover.

Microphonisch effect (in vestibulum): 58 microvolt.

" " (in canalis anterior): 18 microvolt.

" " (in canalis exterior): 25 microvolt.

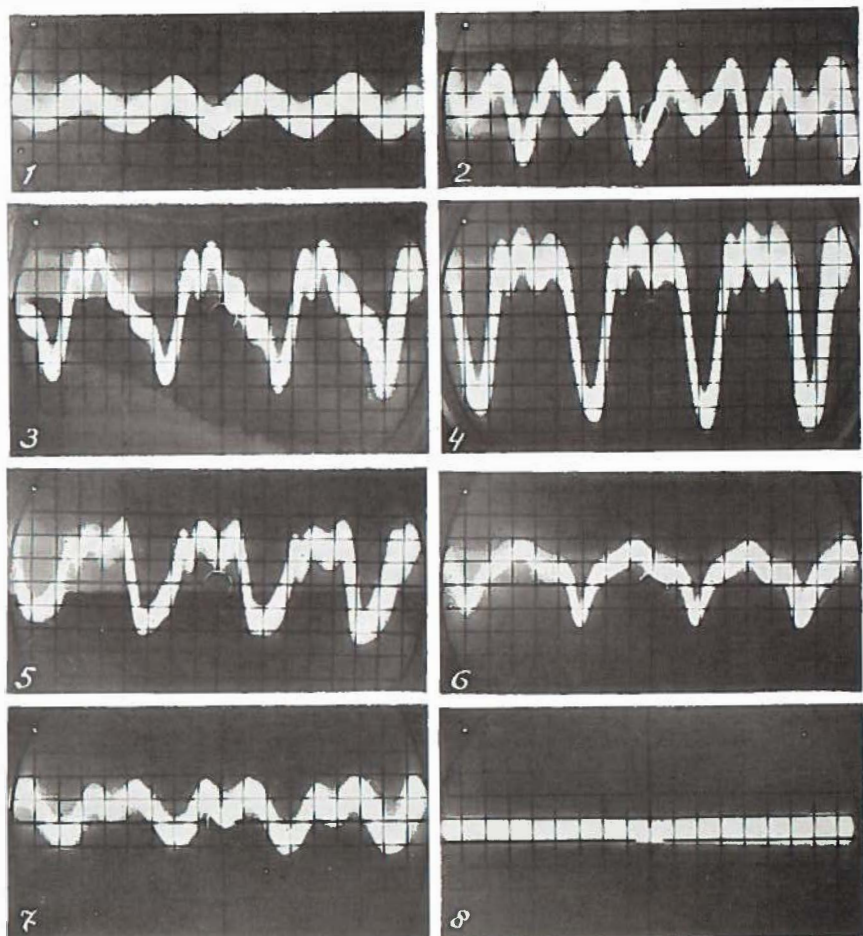


Fig. 8. Curven van de microphonische effecten, afgeleid bij duif 853.
Verklaring: zie tekst.

- f. Fistel gemaakt in de canalis posterior.
Tullio-reactie: kop sterk voorover en iets naar rechts.
Microphonisch effect (in vestibulum): 75 microvolt.
 " " (in canalis posterior): 25 microvolt.
- g. Doorsnijding van de vliezige canalis posterior.
Tullio-reactie: absoluut geen kopbeweging.
Microphonisch effect (in vestibulum): 67 microvolt.
 " " (in canalis posterior): 12 microvolt.

Protocol duif 853. Ruim één maand tevoren werd de cochlea links geëxstirpeerd. Urethaannarcose. Toon 900 Hz, intensiteit circa 85 db. Opening voorste twee quadranten van Ewald. Electrode tegen ronde venster: geen effect.

- a. Opening in het vestibulumdak achter de twee voorste ampullen.
Microphonisch effect (electrode hierin): 35 microvolt (photo 1).
- b. Opening erbij in de canalis externus.
Microphonisch effect: 85 microvolt (photo 2).
- c. Opening erbij in canalis verticalis anterior.
Microphonisch effect: 135 microvolt (photo 3).
- d. Opening erbij in canalis verticalis posterior.
Microphonisch effect: 165 microvolt (photo 4).
- e. Vliezige canalis anterior doorgesneden.
Microphonisch effect: 90 microvolt (photo 5).
- f. Vliezige canalis externus doorgesneden.
Microphonisch effect: 75 microvolt (photo 6).
- g. Vliezige canalis posterior doorgesneden.
Microphonisch effect: 50 microvolt (photo 7).
- h. In vestibulum gesondeerd.
Geen microphonisch effect (photo 8).

Steeds werd de electrode in het vestibulumgaatje geplaatst. De photo's van de op onze oscillograaf waargenomen microphonische effecten worden in fig 8 weergegeven. Op te merken valt, dat de effecten klein lijken, doordat er een drie keer kleinere voorversterking van de afgeleide potentialen werd gebruikt, dan wij gewend zijn bij onze meeste metingen. Dit was nodig om de figuren vergelijkbaar te maken. De curven op de photo's 3 en 4 zouden anders niet op ons scherm weer te geven zijn geweest. De hoogte van elk hokje vertegenwoordigt in de figuren circa 25 microvolt. Wij werkten hier met „schaal 100", terwijl anders practisch steeds „schaal 30" werd gebruikt, waarbij de hoogte van 6 hokjes overeenkomt met 50 microvolt (bij frequentie 900).

De *Tullio-reactie* werd bij duif 853, evenals bij duif 850 bijvoorbeeld, niet gecontroleerd. Wij zagen namelijk vaak, dat het microphonische effect, gemeten vlak vóór het opwekken van een *Tullio-reactie*, groter was dan het direct hierna bepaalde effect. Dit moesten wij, daar intussen door ons geen veranderingen in de toestand van het labyrint waren aangebracht, wel wijten aan de kopbewegingen bij de *Tullio-reactie* en aan ons manoeuvreren met de kop bij het los- en vastmaken ervan in de kophouder. Men

kan zich zeer goed voorstellen, dat hierbij namelijk perilymphe afvloeit door de bestaande openingen, waardoor de verhoudingen voor het microphonische effect slechter worden. Groter werd het effect nooit na de contrôle van de *Tullio*-reactie.

Wilden wij enigszins in staat zijn de microphonische effecten, wat betreft hun grootte, te vergelijken, dan onthielden wij ons dus van de overigens zo belangrijke contrôle van de *Tullio*-reactie.

B. Bespreking van de opgedane ervaringen.

Bij tien duiven werden proefnemingen verricht, die verliepen zoals de drie hier genoemde. Het bleek ons, dat het in het vestibulumvenster afgeleide effect steeds groter werd, zodra er een venster in een booggang, die niet eerder geopend was, werd aangelegd. De spanningswisselingen werden kleiner en de vorm van de curve veranderde, zodra een vliezige booggang werd doorsneden. Het leek dus alsof wij een soort optel- en aftrek-sommetje konden maken van het in het vestibulum te meten effect: optellen en aftrekken van crista-effecten bij of van het utriculus-effect, respectievelijk door openen van benige booggangen en doorsnijden van vliezige booggangen.

Een zuiver optellen en aftrekken bleek het echter niet te zijn. We zien toch bij duif 895, dat het bij *a* gemeten effect van de utriculus 34 microvolt bedraagt en dat dit bij *g* 67 microvolt groot is, terwijl wij verwachten, dat bij *g* de drie cristae evenmin een rol spelen als bij *a*. Iets dergelijks is te zien bij duif 853, waarbij het effect *a* 35 microvolt en het effect *g* 50 microvolt bedraagt.

Er zijn echter ook andere factoren, die de grootte van een electrisch effect kunnen bepalen. Bij verschillende proeven is ons opgevallen, dat een microphonisch effect, afgeleid uit een klein venster in een booggang, belangrijk groter kan worden, indien deze opening vergroot wordt en hierbij slechts weinig vloeistof afvloeit. Deze „winst” lijkt ons slechts verklaarbaar door aan te nemen, dat betere uitwijkmogelijkheden de labyrinthvloeistoffen sterker zullen doen bewegen, dat dus de geboden trillingen meer kunnen inwerken op de in de vloeistoffen zetelende organen.

Op deze wijze is vermoedelijk het verschil tussen de bij *a* en *g* gemeten waarden bij de duiven 853 en 895 ook te verklaren. Bij *g* zijn de uitwijkmogelijkheden voor de peri- en endolympe zeker

groter dan bij *a* en zou dus meer energie op de utriculus zijn invloed kunnen aanwenden, hetgeen tot uiting komt in een groter effect.

Wij mogen ook nog wijzen op de volgende mogelijkheid om dit te verklaren. Een gat in het vestibulumdak geeft uitwijkmogelijkheden aan de peri- en endolympe. Hierdoor zal de utriculus echter op en neer bewegen en niet heen en weer (hetgeen de adaequate beweging is voor prikkeling). Een fistel in een booggang geeft wel de mogelijkheid voor een adaequate otolith-beweging (zie de *Vries*: metingen over otolith-bewegingen). Een eventueel sterke inadaequate beweging kan misschien zelfs nadelig werken op de grootte van het elektrische effect.

In hetzelfde licht dienen andere bevindingen bij duif 895 gezien te worden. Wij zien, dat de toename van het effect, in het vestibulum afgeleid, na fenestratie van een booggang groter is dan de afname ervan na doorsnijding van de vliezige booggang. De grotere uitwijkmogelijkheden voor de labyrinthvloeistoffen, door booggang-opening verkregen, blijven hun invloed houden op de utriculus, ook na de doorsnijding van het vliezige kanaal.

Dat de effecten *a* tot en met *d* bij duif 853 steeds groter worden, zou volgens de bovengenoemde redenering kunnen berusten op steeds sterkere prikkeling van de utriculus alléén. Dan is echter niet begrijpelijk, waarom na iedere booggangdoorsnijding de spanningswisselingen weer zoveel kleiner zijn. Het „optellen” en het „aftrekken” tezamen doet ons door de resultaten ervan komen tot de volgende conclusie:

Wij menen, dat een elektrisch effect afgeleid uit een vestibulumvenster na opening van een benige booggang o.a. groter wordt, doordat de spanningswisselingen van de crista van deze booggang dan tezamen met die van de utriculus gemeten worden.

§ 5. Vorm van de vestibulum- en de crista-effect-curven.

Wij hebben tot nu toe practisch alleen gesproken over de grootte van onze elektrische effecten. Deze bepaalden wij op de in hoofdstuk II § 4 punt *e* aangegeven wijze. De vorm van de curven van deze effecten lieten wij bijna geheel buiten beschouwing, reden waarom wij er hier nog op willen ingaan. Het is namelijk zo, dat de microphonische crista- en vestibulum-effect-

curven practisch nooit een getrouwe weergave zijn van de golfvorm van de prikkeltoon (zie fig. 4 en 8). Dit zagen wij bij het cochlea-effect wel, zij het dat er bij frequenties beneden de 1000 Hz soms een klein knikje in de sinus op het oscillograaphscherm optrad. Dit knikje is mogelijk te wijten aan een bij het microphonische effect gemeten actiepotentiaal uit een van de zenuwknopen van de cochlea. De microphonische component van het elektrische effect aan de cochlea overheerst echter bij onze proeven volkomen (zie hoofdstuk I, § 2, *Davis, Gernandt, MacLure*). Het zou denkbaar zijn, dat bij de door ons beschreven microphonische crista- en vestibulum-effecten deze actiepotentialen niet schuil gaan onder de microphonische potentialen, dat wij dus geen (bijna) zuivere microphonische effecten gemeten hebben. De van een sinusvorm afwijkende curven zouden hiermede misschien kunnen worden verklaard. Overigens is het wel denkbaar, dat cristae en maculae, waar zij toch niet zoals de cochlea zuiver op geluid behoeven te reageren, de golfvorm van dit geluid niet geheel behoeven te reproduceren met het elektrische effect, al trillen zij synchroon met dit geluid.

Davis, Gernandt en *MacLure* gaven aan, dat de actiepotentialen te elimineren, althans grotendeels te onderdrukken, zijn door het proefdier 250 mg chinine per kg lichaamsgewicht intramusculair toe te dienen. *Van Eyck* gebruikte bij zijn proeven met clic's ook chinine met dit doel. Wij hebben om bovengenoemde onzekerheid uit te schakelen bij drie duiven gecombineerde (crista + vestibulum) effecten afgeleid. De golfvorm was een soort M-figuur, waarvan de eerste berg veel kleiner was dan de tweede (bij frequenties van 500—1200 Hz). Wij hebben deze duiven toen 50 mg HCl-chinine intramusculair toegediend (gewicht duiven \pm 300 g). Na een kwartier waren de curven van de elektrische effecten nog ongewijzigd. Er werd toen nogmaals 50 mg chinine ingespoten. De curven bleven wederom ongewijzigd, tot de duiven plotseling succombeerden respectievelijk 25, 20 en 60 minuten na de eerste chinine-inspuiting. Hierna werden de curven snel kleiner en kregen een soort omgekeerde U-figuur. Circa 5 minuten na de dood was er niets meer van een elektrisch effect te bespeuren. Met deze proeven menen wij de mogelijkheid, dat actiepotentialen bij crista- en/of vestibulum-effecten een grote rol spelen, wel te hebben uitgesloten, althans bij de door ons gebruikte geluidsintensiteiten van meer dan 70 db.

HOOFDSTUK IV.

PHASE-VERHOUDINGEN.

I. Inleiding, literatuur en beschouwingen.

§ 1. Inleiding.

Er zijn vele betrekkingen tussen toegevoerd geluid en microphonisch labiryntheffect. Bijvoorbeeld het verband tussen geluids-

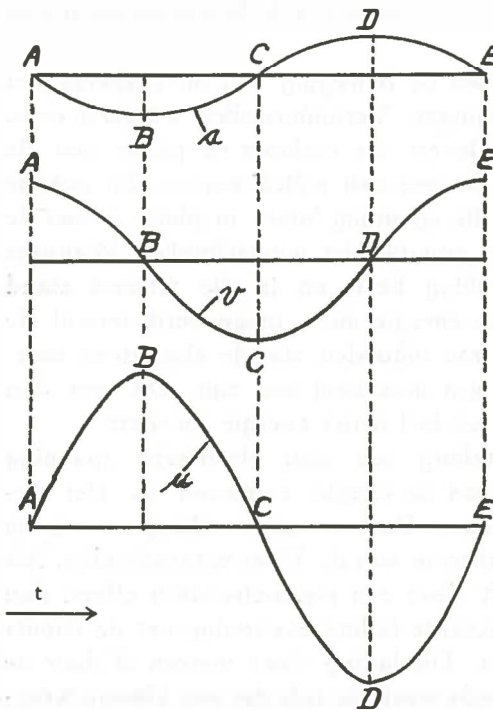


Fig. 9. a = versnelling
 v = snelheid
 u = uitwijking
 t = tijd

intensiteit en grootte van de spanning; of het verband tussen de trillingsvormen. Van bijzonder belang leken ons de phaserelaties. Men onderzoekt daarbij, wat het microphonische effect is op het oogenblik, dat bijvoorbeeld de stapes met maximale snelheid naar binnen beweegt, of even later, als de stapes zo ver mogelijk naar binnen staat, enz.

Als illustratie van wat in het algemeen met phaserelatie is bedoeld, zijn in fig. 9 uitwijking, snelheid en versnelling, van bijvoorbeeld de stapes, in hun onderlinge betrekking boven elkaar uitgezet. Laat u de uit-

wijking met verloop van de tijd t weergeven. Op het tijdstip A is

de stapes in de evenwichtsstand en met grote snelheid bezig zich omhoog te bewegen. Bij *B* is het hoogste punt bereikt. Even staat de stapes stil om dan terug te keren. Kromme *v* geeft het verloop van de snelheid weer. Bij *A* is deze maximaal positief (d.w.z. in bovenwaartse richting), bij *B* nul, bij *C* maximaal in benedenwaartse richting enz. Men ziet, dat het verloop van *v* met dat van *u* overeenkomt, maar *u* is telkens in phase een kwart trillingstijd achter (of wel 90° achter). Dat *u* achter moet zijn is duidelijk. De uitwijking komt pas tot stand, als de snelheid al een poosje werkt. Op analoge wijze ziet men, dat de versnelling *a* weer 90° bij *v* voor is, dus 180° bij *u*, d.w.z. *a* en *u* zijn in tegenphase (zie fig. 9).

Om bij de bespreking van de metingen meteen een richtlijn te hebben geven wij hier van te voren enkele beschouwingen van de *Vries*:

1. De phaserelaties tussen de beweging van bijvoorbeeld een crista en de gemeten spanningen: Veronderstellen wij eerst eens, dat de crista een *spanning* levert, die verloopt in phase met de *uitwijking* van de cupula. Dit zou dan willen zeggen, dat ook de elektrische *stroom*, die bij die spanning hoort, in phase is met de uitwijking. A priori is deze situatie niet waarschijnlijk. Wanneer de cupula een grote uitwijking heeft en in die uiterste stand stilstaat, dan wordt er geen energie meer toegevoerd, terwijl de gemaakte veronderstelling zou inhouden, dat de elektrische energie-afgifte op dit moment juist maximaal zou zijn. Dit zou dan inhouden, dat het levende weefsel actief energie toevoert.

Een tweede veronderstelling zou zijn: elektrische spanning maximaal als de *snelheid* van de cupula maximaal is. Het genoemde bezwaar vervalt dan. Deze veronderstelling is ook op grond van de rest van de theorie van de *Vries* waarschijnlijk. Als de cupula spanning geeft door een piezo-electrisch effect, dan weten wij, dat de geproduceerde *lading* evenredig met de cupula uitwijking zal moeten zijn. Die lading vloeit meteen af door de weerstand van de omringende weefsels (als dat een *Ohmse* weerstand is). Zo'n bewegende lading is een stroom en de spanning, die wij meten, is in phase met die stroom. De spanning is dus *maximaal*, als de *snelheid*, waarmee lading geproduceerd wordt, maximaal is. Als de cupula in zijn uiterste stand verkeert, is de

snelheid *nul*; er wordt geen nieuwe lading geproduceerd, dus is de stroom dan ook *nul*. Kortom: deze tweede opvatting (spanning in phase met de snelheid) is in overeenstemming met de idee, dat de ladingsproductie hier geschiedt door een piezo-electrisch effect. Hieruit blijkt, hoe belangrijk het is experimenteel uit te maken of de eerste of de tweede veronderstelling in overeenstemming is met de feiten.

2. Zien wij even af van de phase-betrekking tussen de elektrische spanning en de beweging, dan blijft er nog een vraag, namelijk hoe is de stroomverdeling rondom het orgaan. Loopt bijvoorbeeld de stroom van voor naar achterkant van de cupula, of van top naar basis en dan dóór het zintuigepitheel heen. Hoe kunnen wij een en ander vaststellen? Ter oriëntering geven wij in een figuurtje het laatste geval schematisch weer (fig. a).

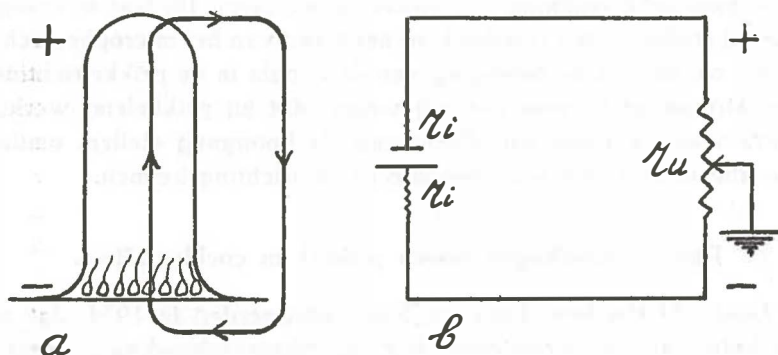


Fig. 10.

In fig. b is een electrisch aequivalent hiervan getekend. De accu stelt de stroombron van het zintuig voor. Het is hier onverschillig, of deze ligt in de cupula of in het zintuigepitheel. De stroom loopt door een inwendige weerstand (van het orgaan) en een uitwendige weerstand (voornamelijk de endolympe). De accu „zweeft” in de omgevende vloeistof; geen van zijn klemmen zit aan de aarde. Wel is de accu *gemiddeld* op aardpotentiala (als de duif geaard is). Schematisch stellen wij dit voor door een bepaald punt van het uitwendige circuit geaard te tekenen (fig. b). Ten opzichte van de aarde is nu het onderste deel negatief, het bovenste deel positief geladen. Wordt de accu vervangen door een wisselstroombron, dan zullen boven- en onderkant in

tegenphase zijn. Omgekeerd: constateren wij *tegenphase* onder en boven, dan loopt de stroom op en neer. Constatieren wij *phaseverschil* tussen links en rechts, dan is de stroomrichting ook van links naar rechts en niet dóór het zintuigepitheel. Wanneer het microphonische effect functionele betekenis heeft, dan zal de stroom moeten lopen, zoals in fig. a is verondersteld, dus in het algemeen loodrecht door het epitheel. (Deze laatste formulering maakt toepassing op de cochlea mogelijk.)

3. Bekend is, dat wij het labyrinth ook met uitwendig veroorzaakte elektrische stromen kunnen prikkelen en wel, indien deze daarbij van de basis naar de top van de crista lopen (zie later). Van de cristae in de booggangen is verder bekend, dat zij slechts bij één bepaalde bewegingsrichting van de cupula (die karakteristiek is voor elke crista) geprikkeld worden. Tegengestelde beweging geeft remming (zie straks uitvoeriger). De laatste vraag, die wij stellen, is nu: is inderdaad het teken van het microphonische effect zó, dat het bij beweging van de cupula in de prikkelrichting een stroom geeft, waarvan wij weten, dat hij prikkelend werkt? Deze vraag kunnen wij alleen voor de booggang stellen, omdat wij alleen daarvoor een bepaalde prikkelrichting kennen.

§ 2. Phaseverhoudingen tussen prikkel en cochlea-effect.

Davis, Derbyshire, Lurie en Saul publiceerden in 1934, dat zij bij katten konden vaststellen, hoe de phaseverhoudingen tussen geluidsprikkels en de, als gevolg hiervan optredende, potentiaal-schommelingen van de cochlea aan het ronde venster waren. De fasen van prikkel en elektrisch effect werden op een kathodestraal-oscillograaf geregistreerd en vergeleken. Hieruit bleek, dat er steeds een negatieve spanning (ten opzichte van de geaarde electrode in de nekspieren) aan het ronde venster optrad, indien het trommelvlies (ovale venster) naar binnen werd gedrukt en omgekeerd. Bovendien konden deze onderzoekers aantonen, dat de verhoudingen aan het ovale venster practisch omgekeerd waren. Er was gemiddeld een phaseverschil tussen de effecten van ronde en ovale venster van 156° .

Dit betekent volgens de inleiding, dat de stroom dóór de zintuigcellen loodrecht op de basilair membraan zal gaan. Immers

ronde en ovale venster zijn respectievelijk verbonden met de scala tympani en de scala vestibuli.

§ 3. Hoe gedraagt de crista zich in een bepaalde phase van de prikkel?

a. *Wet van Ewald, pneumatische hamer.*

Door de onderzoeken van *Ewald* met de pneumatische hamer kwam vast te staan, dat er een wezenlijk verschil in reactie bestaat, indien men een crista prikkelt door een ampullofugale dan wel door een ampullopetale endolymfhe stroom (of druk). Hij bewees bij de duif, dat de petale beweging in het horizontale kanaal een sterke draaiing van de kop veroorzaakt in de richting van deze endolymfhe stroom (druk). Een ampullofugale stroom geeft hier slechts een zwakke draaiing ook weer in de richting ervan. In de verticale kanalen geeft juist de ampullofugale endolymfhe stroom de sterke en de petale de zwakke prikkel. Bij draaiproeven met duiven, waarbij één labyrint was verwijderd, was reeds opgevallen, dat er een verschil bestaat in nareactie, al naar gelang de duif in de ene of de andere richting werd gedraaid. Dit was goed te verklaren na bovengenoemde ervaringen van *Ewald*.

Vele onderzoekers hebben zich na hun experimenten kunnen verenigen met hetgeen nu de tweede wet van *Ewald* wordt genoemd. Deze zegt dus, dat in het horizontale kanaal de petale endolymfhe stroom de sterke reactie geeft (vergelijkbaar met die van een fugale stroom in de verticale kanalen) en omgekeerd, dat de fugale stroom in een horizontaal kanaal een zwakke prikkel betekent (in de verticale kanalen is het de petale stroom, die deze zwakke prikkel geeft).

b. *Actiestromen in de labyrinthzenuwen.*

Het was zeer belangwekkend, dat men bij de afleiding van actiestromen van een cristazenuw dingen vond, die precies klopten met deze wet van *Ewald*. *Ross* (1935) leidde voor het eerst bij een kikker van de achtste hersenzenuw actiepotentialen af, indien dit proefdier aan een rotatoire versnelling of vertraging werd blootgesteld. Hij vond daarbij, dat een rotatoire versnelling in het

vlak van een horizontaal kanaal actiepotentialen gaf, indien de ampul het kanaal volgde (ampullopetale druk van de endolym-phe) en dat dit niet gebeurde bij een versnelling in omgekeerde richting. In de verticale kanalen waren de verhoudingen juist omgekeerd.

De schrijver sloeg geen acht op de bevinding, dat er een lichte activiteit van bepaalde zenuwvezels was af te leiden in rusttoestand, terwijl deze activiteit verdween bij een beweging tegengesteld aan die, welke als prikkel fungeerde. *Löwenstein* en *Sand* (1936) konden de zenuw, afkomstig van de ampul van de horizontale booggang, bij een haai isoleren. Hiervan konden zij elektrische ontladingen afleiden, indien het proefdier in rust was. De spontane ontladingen van de zenuw van de horizontale ampul namen direct in frequentie toe bij een rotatoire versnelling, waarbij de ampul het kanaal volgde, en af bij een zogenaamde „ampulla leading” draaiing. Na plotseling stoppen van de draaibeweging volgde in het eerste geval een stille periode, in het tweede geval een sterke toename van de elektrische activiteit.

In 1940 publiceerden dezelfde onderzoekers, dat zij bij de rog spontane activiteit hadden afgeleid van één zenuwvezel van de bundel, die een ampul verzorgt. Deze vezel bleek de „zetel” van de spontane activiteit te zijn. De frequentie van de ontladingen nam snel toe of af, al naar gelang van de richting van de rotatoire versnelling. Een zichtbare actieverandering van de vezel kon reeds worden gezien boven een versnelling of vertraging in de draaibeweging van 3° per seconde. Na 20 à 30 sec rotatie met een bepaalde snelheid was de originele spontane activiteit teruggekeerd. Het instellen duurde dus 20 à 30 sec. Bij het horizontale kanaal waren de verhoudingen tegengesteld aan die van de verticale kanalen. Terwijl in een horizontaal kanaal namelijk de ampullopetale endolymphestroom (druk) tegen de cupula vermeerdering, en de omgekeerde stroom vermindering van de elektrische ontladingen betekende, gold voor de verticale kanalen, dat juist de fugale beweging een vermeerdering en de petale een vermindering van deze ontladingen gaf.

Adrian (1943) bevestigde de waarnemingen van *Löwenstein* en *Sand* met experimenten bij katten. Ook *Zotterman* en later *Ledoux* (1948 en 1950) konden boven beschreven ervaringen bevestigen.

Ledoux werkte met een geïsoleerde kikkerkop, nadat hij er zich van had overtuigd, dat hiermede geen afwijkende resultaten met die bij levende kikkers werden verkregen. Hij toonde aan, dat lineaire versnellingen geen invloed op de zenuwactiviteit van een ampul hebben. Verwarming of afkoeling hadden slechts invloed, indien het onderzochte horizontale kanaal niet in het horizontale vlak lag. Bij afkoeling van deze booggang, indien de kop achterover gekanteld was (ampul „op” booggang), ontstond een vermindering van de elektrische activiteit. Bij plaatsing van de booggang bóven de ampul of bij verwarming in de eerste stand, trad juist een vermeerdering van de ontladingen op in de zenuwvezels.

Na de door Ewald met zijn pneumatische hamer gevonden wet bleek dus in de experimenten van Löwenstein en Sand, dat de van het labyrinth uitgaande actiestromen reeds bepalend zijn voor een „prikkeling” of „remming” van bepaalde spieren en dat dit geen kwestie is, die centraal wordt uitgemaakt. Het bestaan van een „labyrinth-tonus” was reeds lang bekend (Ewald). Wij kunnen ons indenken, dat de spontane activiteit in een ampullaire zenuw, de zogenaamde labyrinth-tonus van bepaalde spieren onderhoudt. Deze tonus kan dan verminderen, indien de ontladingen in de zenuw afnemen en omgekeerd.

c. *Tullio-reactie.*

Bij de *Tullio-reactie* bestaat eveneens het opvallende feit, dat prikkeling van de horizontale crista door geluid een kopbeweging veroorzaakt in de ampullopetale richting van deze booggang en dat dit in de verticale kanalen juist een kopbeweging geeft in de ampullofugale richting.

Wij weten na de proeven van Breuer en Ewald, dat de reacties van de cristae worden verklaard door een endolymphestroom. Uit de proeven van Maier en Lion, Steinhausen en Dohlman blijkt, dat bij een hoekversnelling, tengevolge van de traagheid van de endolymphe of de cupula zelf (Werner) een stroming optreedt, waarbij de cupula van zijn evenwichtsstand gaat afwijken naar het vestibulum of naar de booggang toe. De prikkel, die de *Tullio-reactie* veroorzaakt, kan ook volgens hetzelfde mechanisme worden verklaard. De cupula zal tengevolge van de geluidsgolven in trilling worden gebracht, waardoor deze synchroon met het geluid

heen en weer wordt bewogen. De uitslag moet hier wel zeer klein zijn, maar doordat de beweging in één richting meer effect heeft dan die in de tegenovergestelde (zie *Ewald*), zou men zich met *Dohleman* kunnen voorstellen, dat er een soort cumulatie optreedt. Daarbij zal de som van de prikkels door bewegingen naar die éne kant minus de som van de prikkels door bewegingen naar de andere kant dé prikkel geven voor een kopbeweging of voor oogdeviaties etc. *Von Békésy* en *Ranke* namen aan, dat er wervels in de vloeistoffen optreden tengevolge van de geluidstrillingen. Deze wervels geven plaatselijk een bepaalde druk, die bijvoorbeeld in de cochlea hierdoor bepaalde plaatsen van het Corti-organaan prikkelen.

Na het constateren van microphonische effecten echter, is het wel zeker, dat er in de labyrinthvloeistoffen met het geluid synchrone trillingen optreden. Wij zien toch, dat er in de cochlea, de sacculus, de utriculus en de cristae even vaak als de frequentie van de prikkeltoon aangeeft „iets” gebeurt. Wij menen daarin dan ook een bewijs te zien voor de eerstgenoemde, mechanische verklaring van prikkeling van labyrinth-organen.

4. Electriche labyrinthprikkeling.

Wij zagen in hoofdstuk II, dat de *Vries* zich voorstelt, dat de zintuigcellen van de labyrinthorganen worden geprikkeld door de electriche stroom, die als gevolg van het piezo-electriche effect in het gelatineuze kapje optreedt. *Breuer*, *Berthold*, *Spamer*, *Ewald*, *Groebels* en *Huizinga* hebben proeven op duiven verricht, waarbij het labyrinth werd geprikkeld door een uitwendig toegevoerde stroom. Daarbij constateerden zij, dat er een labyrinthprikkeling optreedt, indien de kathode het dichtst bij één der ampullen wordt geplaatst, indien dus de stroom bij het proefdier „uit de labyrinthorganen wordt gezogen”. Er volgt na plaatsing van de anode op een labyrinth-onderdeel (en de kathode op een verder gelegen deel van het proefdier) een zwakke, zogenaamde labyrinthuitvalreactie. Daarbij wordt als het ware een electriche stroom aan het labyrinth toegevoerd. Het lukte slechts aan *Breuer* om met deze galvanische stromen een specifieke prikkeling van één labyrinth-organaan te verkrijgen.

De *Vries* (nog niet gepubliceerd) deed proeven met galvanische

stromen op het labyrinth van de snoek. Hij werkte daarbij met twee elektroden, een positieve en een negatieve, die hij afwisselend op boven- en onderkant van een ampul van een der halfcirkelvormige kanalen kon zetten. Hierdoor was de prikkelende stroom beter gelocaliseerd. Hij kon weer constateren, dat prikkeling van de zintuigcellen volgt, indien de stroom uit deze cellen getrokken wordt (negatieve elektrode aan de kant van het ampuloppervlak, positieve bij de zenuwbundel aan de basis) en niet in het omgekeerde geval.

Wij verwachten dus, dat de zintuigcellen van een crista en waarschijnlijk ook van de maculae en de membrana basilaris worden geprikkeld, indien de stroom van beneden naar boven er doorheen loopt.

a. Daartoe zal de membrana tectoria aan zijn bovenoppervlak positief geladen moeten zijn ten opzichte van dat deel ervan, dat op de zenuwcellen rust. De stroom loopt dan van de positieve „pool” door omgevende weefsels en vloeistoffen naar de onderkant van de zintuigcellen en er doorheen naar de bovenkant, die tegen de „negatieve pool” van de membrana tectoria rust. Zodoende zullen scala vestibuli en ductus cochlearis op het moment van prikkeling van de zintuigcellen positief en de scala tympani negatief geladen zijn ten opzichte van het geaarde proefdier.

b. Bij prikkeling van een macula of een crista past eenzelfde gedachtengang. Slechts de laatste zij hier nog even aangeduid.

Op het moment van prikkeling van de zintuigcel van een crista zal het oppervlak van de cupula positief en het op de zintuigcellen rustende deel ervan negatief geladen zijn ten opzichte van het geaarde proefdier, zodat ook hier de stroom van onderen naar boven door de zintuigcellen gaat.

Bij de cochlea is het niet mogelijk na te gaan aan de hand van een vermeerderde of verminderde elektrische activiteit in de afvoerende zenuwbanen, of van bepaalde oog- of kopbewegingen, wanneer precies prikkeling van zintuigcellen plaats vindt. Wij kennen slechts prikkeling van dit orgaan met trillingen van grote frequentie. De latente perioden van de prikkeloverdracht van zintuigcel op zenuwbaan kunnen ten opzichte van het tijdinterval tussen twee prikkels niet verwaarloosd worden.

Anders is dit bij de cristae. Hierbij weten wij uit de wet van

Ewald, dat een bepaalde cupulabeweging prikkeling betekent en de omgekeerde niet (zie „pneumatische hamer” en „actiestromen in de labyrinthzenuwen” in dit hoofdstuk).

Na fenestratie van een booggang kunnen wij ons niet anders voorstellen, dan dat een naar binnen bewegen van het ovale venster wordt gevolgd door een ampullofugale peri- en endolymphe stroom (of druk) in de geopende booggang via de ampul naar het venster. De cupula moet dan dus een ampullofugale beweging of druk ondergaan, terwijl dit in de andere phase van de trilling juist andersom zal zijn. In de horizontale booggang geeft de fugale beweging van de cupula een prikkelremming, zoals wij weten, waarbij volgens onze theorie het cupula-oppervlak negatief zal zijn geladen ten opzichte van zijn omgeving. In de verticale kanalen is de verhouding omgekeerd en zullen de cupulae (indien zij kunnen uitwijken, doordat de benige booggang is geopend) juist positief geladen zijn in de bovengenoemde phase van de als prikkel fungerende trilling (met fugale endolymphe stroom). Wij denken ons hier de zaak mogelijk iets te simpel, doordat wij de tijden, die nodig zijn voor overdracht van de trilling naar de cristae, gelijk stellen. Van veel belang lijkt dit tijdsverschil ons niet, al kunnen mogelijk geringe phaseverschuivingen hieraan ten grondslag liggen. Meten wij onze crista-effecten door de afleid-electrode zo dicht mogelijk bij het cupula-oppervlak te plaatsen, dan zullen wij dus verwachten, dat het crista-effect van een horizontale booggang juist in zijn negatieve phase verkeert op het moment, dat dit van een verticaal kanaal in de positieve phase is en omgekeerd.

§ 5. Vroegere experimenten over phaseverhoudingen tussen crista-effect en prikkel.

De Vries heeft proeven verricht met de „cristae” in een zijstreep-orgaan van vissen. Hierbij kon hij aantonen, dat de spanning aan het cupula-oppervlak steeds in tegenphase was met de spanning, die onder het zintuigorgaan werd afgeleid. Bij de duif kan men aan de onderkant van de crista ampullaris geen electrode plaatsen zonder deze grondig te vernielen.

De phase-betrekkingen aan weerszijden van de crista ampullaris

bij de duif werden het eerst door *de Vries* en *Bleeker* onderzocht. Zij vonden aan weerskanten dezelfde phase. Weerskanten betekende hier: het booggang- en het ronde venster. Ook *van Eyck* verrichtte phasemetingen van het crista-effect bij de duif. Hij beschreef, dat de phase ervan aan twee kanten van de cupula ongeveer 180° verschilde. De ampul werd bij zijn proeven gedeeltelijk of geheel blootgelegd, zodat de electrode aan twee kanten hierop geplaatst kon worden. *Van Eyck* en *Bleeker* hebben ons inziens steeds gecombineerde effecten gemeten. Wij weten daarbij nooit precies, hoe de samenstellende componenten op elkaar inwerken. Daarom kan men de curven van deze gecombineerde effecten niet goed vergelijken ter bepaling van phaseverhoudingen. Het blootleggen van een vliezige ampul, zoals door *van Eyck* geschiedde, lijkt ons, gezien onze ervaringen met de *Tullio*-reactie en het solitaire crista-effect, een niet geheel verantwoorde techniek ter bepaling van een crista-effect.

In een andere mededeling beschrijft *van Eyck* het verschil tussen de elektrische reactie van een crista horizontalis en die van de cristae in de verticale kanalen, zoals de wet van *Ewald* doet veronderstellen. Hij maakte een langwerpig venster in een benige booggang, waarin hij met een zeer fijn pipetje een luchtstroom ampullopetaal of -fugaal kon richten. Hierdoor zouden in het vliezige kanaal petale of fugale endolymph bewegingen optreden, die de crista utriculi-petaal of -fugaal zouden doen uitwijken. *Van Eyck* kon van een aldus geprikkelde crista in het horizontale kanaal potentiaalschommelingen van ongeveer 50 microvolt en van een gemiddelde frequentie van 1000/sec registreren. Bovendien bleek, dat de crista horizontalis slechts werd geprikkeld bij een ampullopetale endolymphestroom. Bij een fugale beweging waren dergelijke spanningswisselingen niet te vinden van de crista horizontalis, echter wel van de cristae in de verticale kanalen. Hier was juist de ampullopetale beweging onwerkzaam.

Wij hebben deze proeven zonder succes herhaald. Wij kregen slechts het gewone microphonische effect als reactie op het suizen van de lucht uit de pipet. Het duidelijkst was dit, wanneer wij de versterker aan een koptelefoon koppelden. Natuurlijk zegt een dergelijke negatieve uitval van proeven niet veel.

In de laatste publicatie (1950) beschrijft *van Eyck* zeer belang-

rijke proeven met „clicks". Bij de gecurariseerde duif zag hij, dat de eerste golf van het cochlea-effect omkeerde bij omkering van het teken van de clic. Bij een „positieve" clic werd het ronde venster om te beginnen negatief geladen en omgekeerd. Deze eerste golf werd na een wisselende latente tijd steeds gevolgd door een negatieve uitslag op het oscillograafscherm. Deze laatste golf meende *van Eyck* toe te mogen schrijven aan een zenuwontlading (actiepotentiaal), daar zij na toediening van 50 mg chinine intramusculair verdween. Dit gezien de ervaringen van *Davis* en medewerkers.

Op dezelfde wijze leidde *van Eyck* potentialen af van de cristae, door de electrode in een geopende booggang van een cochlealoze duif te plaatsen (hij mat dus, zoals wij menen, gecombineerde effecten van crista en utricules).

Ook bij deze crista-effecten bleek de tweede golf, die steeds de uiting was van een negatieve spanning, na toedienen van chinine i.m. te verdwijnen en werd deze tweede golf als die van de actiepotentiaal beschouwd. Bovendien bleek, dat bij de crista horizontalis de tijd tussen de microphonische en de actiepotentiaal langer was bij een „positieve" dan bij een „negatieve" clic. Bij de cristae van de verticale kanalen volgde de negatieve ontlading korter na de microphonische, indien de clic „positief" was en langer na deze bij een „negatieve" clic. Dit geheel bleek dus weer goed te kloppen met de wet van *Ewald*.

II. *Eigen onderzoek.*

§ 6. Het cochlea-effect.

Ter bepaling van de phaseverhoudingen van het cochlea-effect aan het ronde en het ovale venster hebben wij gebruik gemaakt van de drie methoden, die wij in hoofdstuk II uitvoerig hebben beschreven. Het cochlea-effect werd op het oscillograafscherm steeds weergegeven door een (door synchronisatie van de zaagtand) stilstaande figuur. Bij tonen met een frequentie van 1000 Hz of hoger had de curve een mooie sinusvorm. Tonen van lagere frequentie gaven dikwijls een wat vervormde sinus op het scherm, ook al was de toon zuiver. Toch was de vorm van de curve

van het cochlea-effect ook dan nooit van dien aard, dat wij deze voor phaseverhoudingen niet konden gebruiken.

a. Met het trilapparaat kon bij tien duiven worden bevestigd, dat een naar binnengaan van het trommelvlies een negatieve spanning aan het ronde venster tot gevolg had, en omgekeerd. De spanning aan het ronde venster was maximaal negatief op het ogenblik, dat de trilstang de grootste snelheid had in de richting van de duif. Op het moment, dat het trommelvlies van bewegingsrichting veranderde, was de spanning aan het ronde venster weer nul ten opzichte van de aardelectrode, terwijl de sterkste positieve spanning viel waar te nemen op het moment van de grootste snelheid van de membrana tympani in buitenwaartse richting. Dit gold althans voor de frequenties boven de 200 Hz. Daar beneden zagen wij phaseverschuivingen tussen de van ons meetspoeltje afgeleide spanningswisselingen en die van de cochlea aan het ronde venster gemeten. Hierbij kwam ons cochlea-effect, al naar gelang wij met een lagere frequentie werkten, meer en meer „voor” bij het „spoeltjes”-effect, tot ongeveer 90° bij een frequentie van 25 Hz. Met ons trilapparaat was het slechts mogelijk te werken met frequenties onder de 600 Hz.

b. Door *synchronisatie* van de zaagtand van de oscillograaf met de spanningswisselingen van de toongenerator was het mogelijk de phaseverhouding tussen de geluidstrilling en het op het fluorescentiescherm waarneembare elektrische effect constant te houden. Wij konden zodoende bij 20 proeven de volgende punten vaststellen.

1. Heel duidelijk volgde een verplaatsing van de sinus op het scherm naar links of rechts, indien de geluidsbron verder van, of dichterbij, de duif werd geplaatst. Eventuele „oneffenheden” in de sinus verplaatsten evenredig, zodat de figuur dezelfde vorm behield.

2. De golfvorm van de sinus op het scherm keerde om, indien de stekker van de luidspreker andersom werd verbonden met de toongenerator. Door deze veranderde schakeling onderging de geluidstrilling natuurlijk een phase-omkering.

3. Wij konden, door afwisselend onze elektrode op het ronde venster (dan wel in de geopende erker) of op de stapes-voetplaat te plaatsen, steeds een totale omkering van de sinusfiguur op het

scherm waarnemen. Indien de sinusfiguur niet geheel regelmatig was (tonen beneden 1000 Hz), dan was deze onregelmatigheid even goed in het omgekeerde beeld terug te vinden. Het was geen kwestie van verschuiving van de sinusfiguur, zoals in 1 vermeld, maar een werkelijke omkering, zoals blijkt uit fig. 13 van duif 903. Het phaseverschil, dat wij bij dit soort proeven vonden, was steeds ongeveer 180° . Indien het leek, alsof de voetplaat en het ronde venster in phase waren, konden wij altijd zien, dat de electrode was afgegleden en dat deze via een druppeltje vloeistof in het foramen communicans contact maakte met de erker (ronde venster). Het was bij een aantal duiven met een klein foramen communicans niet mogelijk de electrode via dit gaatje op de voetplaat te plaatsen, zonder dat deze ook nog elders contact maakte met de omgeving. Waar dit wel lukte, zagen wij steeds de genoemde phase-omkering.

Het effect van de stapes-voetplaat afgeleid was meestal iets kleiner dan dat van het ronde venster. Dit vindt zeer waarschijnlijk zijn oorzaak in de druk van de electrode op de voetplaat. Indien deze druk iets sterker werd gemaakt, werd het effect nog kleiner, doch bleef dezelfde vorm en plaats op het fluorescentiescherm behouden. De voetplaat-bewegelijkheid werd dus min of meer door de erop rustende electrode belemmerd. Het grootste effect van de stapes-voetplaat werd verkregen, indien de electrode er juist tegenaan zat en een weinig vloeistof voor de goede geleiding zorgde.

4. Wij bepaalden in vijf gevallen de invloed van trommelvliesverwijdering op het cochlea-effect. Er was hierna met een maximaal sterk geluid (± 100 db) nog een kleine spanningswisseling van ± 20 microvolt waar te nemen. Het bleek ons, dat de phase en de vorm van dit effect precies dezelfde waren als die van het aanvankelijk gemeten, normale, cochlea-effect.

c. *De clic.* Wij hebben bij drie duiven, met een clic als prikkel, het ovale en het ronde venster vergeleken als afleidplaatsen van een cochlea-effect. Zoals uit fig. 11 van duif 849 blijkt, was hiermede zeer duidelijk het antagonisme tussen ovale en ronde venster te demonstreren, terwijl bovendien het verschil tussen naar binnen en naar buiten bewegen van het trommelvlies tot uiting kwam.

De photo's 1 en 2 geven de effecten van het ovale venster respectievelijk bij een „positieve” en een „negatieve” clic, de

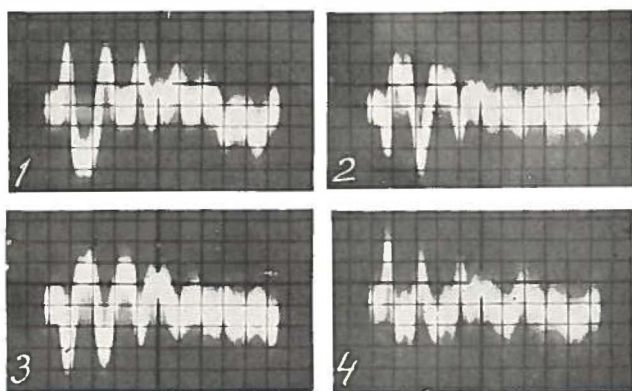


Fig. 11. Microphonische cochlea effecten, afgeleid bij duif 848.
Verklaring: zie tekst.

plaat en zal ook de grootste snelheid van de beweging van de eerste op een eerder ogenblik bereikt zijn dan die van de tweede. Hierdoor is de grootste spanningsuitslag van het cochlea-effect vóór die van het spoeltje bereikt. Bij buitenwaartse beweging van trommelvlies en voetplaat past natuurlijk dezelfde gedachtengang voor lage frequenties.

2. De invloed van de verwijdering van het trommelvlies op de phase bleek anders, dan wij verwachtten. *Von Békésy* toch toonde met draaitonen aan, dat bij patiënten zonder functionnerend middenoor (na een radicaal operatie bijvoorbeeld) het geluid via het ronde venster de cochlea „binnenkomt” (d.w.z. dat dit venster dezelfde trillingsphase heeft als het geluid), terwijl de stapes als „uitwijkplaats” fungeert. Op grond hiervan moet er een phase-verschuiving van 180° van het cochlea-effect optreden, zodra het middenoorapparaat is uitgeschakeld. Na verwijdering van het trommelvlies bleek bij onze duiven, dat de stapes kennelijk nog gemakkelijker als „intredeplaats” fungeerde dan het ronde venster. De zaak wordt natuurlijk anders, indien de voetplaat door bepaalde omstandigheden is gefixeerd. Door *van Eyck* is een dergelijk geval beschreven. Bij een duif met een vastgegroeide columella en voetplaat kon worden vastgesteld, dat het foramen rotundum „intredeplaats” geworden was.

§ 7. Het utriculus-effect.

Op grond van eerder besproken argumenten menen wij, dat het utriculus-effect kan worden gemeten na verwijdering van de achterste verticale ampul bij een cochlealoze duif, indien geen andere vensters in de twee voorste booggangen worden aangelegd.

Bij plaatsing van onze electrode tegen het ronde venster vonden wij steeds dezelfde vorm en phase van dit microphonische effect op de oscillograaph als bij plaatsing van de electrode in de gemaakte opening in de achterste verticale booggang. De vorm van de curve was meestal een soort M of W figuur. Na doorsnijding van de drie vliezige booggangen waren in de drie openingen in de benige booggangen en aan het ronde venster eveneens elektrische effecten af te leiden, die op het scherm van de oscillograaph niet steeds even groot waren, doch wel dezelfde vorm en phase ver-

toonden. De phase van deze effecten was slechts te vergelijken, doordat de vorm van de curven identiek was. Hieruit menen wij te mogen concluderen, dat de buitenkant van de macula utriculi overal dezelfde spanning heeft. Het is mogelijk, dat de zenuwkant hiervan in tegengestelde phase verkeert. Wij konden echter nooit een effect van deze onderkant verkrijgen. Door de anatomische verhoudingen kan men deze zijde moeilijk benaderen. Wij konden ook niet uitmaken, in welke verhouding de phase van de prikkel (stapesbeweging) stond tot die van het utriculus-effect, doordat dit effect steeds een onregelmatige curve gaf.

§ 8. Het crista-effect.

Wij hebben geconstateerd, dat bij een cochlealoze duif met een willekeurig booggangvenster een microphonisch effect afgeleid kan worden, dat als afkomstig van de betreffende crista en van de utriculus te beschouwen is. Indien wij bij een dergelijke duif de drie booggangen vlak achter de benige ampulla openen, zullen wij in alle drie de vensters een microphonisch effect kunnen meten, dat afkomstig zal zijn van de utriculus en van de drie cristae. In hoeverre één van de effecten de overhand heeft op een bepaalde afleidplaats, is niet te beoordelen. Wel lijkt het waarschijnlijk, dat in elk van de drie fenestrae voornamelijk de effecten van de utriculus en de dichtstbijliggende crista worden gemeten.

Wij verwachten tevens, dat in een booggangvenster, wat betreft het crista-effect, practisch steeds de spanningswisselingen van het cupula-oppervlak worden afgeleid. Deze kant van de cupula ligt tegen de vliezige ampul en maakt daardoor beter contact met de perilymphe in de booggang, dan de onderkant van de cupula dit kan. Onze electrode staat in deze perilymphe.

Wij hebben gepoogd de phaseverhoudingen van de crista-effecten onderling en van deze ten opzichte van het cochlea-effect en de stapesbeweging te bepalen op de volgende twee manieren.

1. De curven van de elektrische effecten, afgeleid in een booggangvenster, vóór en na doorsnijding van het erin liggende vliezige kanaal verschillen steeds enigszins wat betreft vorm, plaats en grootte. Door deze curven van elkaar af te trekken krijgen wij een verschilcurve, waarin vermoedelijk die van het crista-effect zelf te

zien is. Wij weten toch, dat doorsnijding van de vliezige booggang het bijbehorende crista-effect, evenals de *Tullio*-reactie, doet verdwijnen. Deze verschilcurven zijn onderling en met die van het cochlea-effect of van het meespoeltje van het trilapparaat te vergelijken.

2. Door te zien of wij toch niet de macula utriculi dermate konden beschadigen, dat deze geen elektrische spanningen meer kon geven, zodat in de booggangvensters de zuivere crista-effecten zouden zijn af te leiden en te vergelijken.

Ad 1. *Proeven met verschilcurven.*

Voordat wij de verschilcurven bepaalden, hebben wij een aantal proeven verricht om uit te maken, wanneer slechts de uitval van de crista het verschil tussen de curven van de elektrische effecten in een booggangvenster, vóór en na doorsnijding van het vliezige kanaal gemeten, veroorzaakte. Hiervoor werden cochlealoze duiven genomen, waarbij wij een openingetje in een booggang maakten, waarin onze afleideselectrode werd geplaatst. De *Tullio*-reactie werd vóór en na de metingen gecontroleerd om zeker te zijn, dat de crista gedurende de proef intact bleef.

De volgende factoren bleken van invloed op de vorm, de grootte en de plaats op het oscillograafscherm van de afgeleide curve.

a. Indien de *synchronisatie* goed was ingesteld, bleven plaats, vorm en grootte van de curve op het fluorescentiescherm, zolang men wilde, dezelfde bij constante frequentie en intensiteit van de prikkeltoon. De synsynchronisatie kon steeds worden gecontroleerd door de spanningswisselingen van de toongenerator zelf op de oscillograaf te laten inwerken. Deze potentiaalschommelingen moesten een constante curve, wat plaats, vorm en grootte betreft, te zien geven.

b. De vorm van de curve veranderde weinig, indien de *intensiteit* van de prikkeltoon werd veranderd. Dit kon gebeuren door:

1. de intensiteitsregelaar van de toongenerator te verzetten;
2. de opening van het slangetje, waarmee het geluid vanaf de luidspreker naar het duivenoor werd geleid, verder van of dichterbij de gehoorgang te brengen.

De grootte van de curve veranderde sterk bij wijziging van de

intensiteit van het geluid, zolang niet met een zogenaamd „verzadigd” effect werd gewerkt.

De plaats van de curve op het oscillograafscherm bleef (bij goede synchronisatie) volkomen constant, ook al veranderde de geluidsterkte.

c. De vorm van de curve veranderde weinig bij verandering van de *frequentie* tussen 500 en 1200 Hz. *Grootte* en *plaats* van de curve op het scherm werden anders, zodra de frequentie van de prikkeltoon werd gewijzigd.

d. Het groter maken van het booggangvenster gaf, indien het aanvankelijk klein was, dikwijls enige vergroting van het elektrische effect. Dit had geen invloed op de vorm van de curve of op de plaats ervan op het scherm.

Waren intensiteit en frequentie van de prikkeltoon, evenals de grootte en de plaats van het booggangvenster, dezelfde bij twee verschillende proeven, dan bleek het mogelijk eenzelfde curve af te leiden, wat vorm en plaats op het oscillograafscherm betreft. De grootte ervan wisselde. Het verschil tussen de curven van een elektrisch effect in een bepaald booggangvenster gemeten vóór en na doorsnijding van het vliezige kanaal kon dus slechts als gevolg beschouwd worden van

1. de uitval van de crista ampullaris;
2. andere beschadigingen, die door de manipulaties bij de booggangdoorsnijding kunnen optreden (bijvoorbeeld endolymfhe afvloed).

Dit natuurlijk mits bovengenoemde punten (a-d) niet in aanmerking kwamen voor de veranderde curve. Daarvoor kon worden gezorgd. Over de, in de tweede plaats genoemde, kleine beschadigingen kunnen wij niet veel nader te weten komen. Wij hebben de idee gekregen, dat deze geen belangrijke rol spelen, daar de fasevergelijkingen tussen de verschilcurven zeer juist leken te kloppen met onze theorieën over de onderlinge faseverhoudingen van de cupulae. Wij verrichtten in totaal veertien proeven, waarbij verschilcurven werden bepaald. Het verloop van een dergelijke proef was als volgt:

Bij een normale duif werd het cochlea-effect gemeten aan het ronde venster. De curve op het oscillograafscherm werd vastgelegd door deze te photographeren of op een doorzichtig papiertje

van het scherm van de oscillograaf nauwkeurig over te trekken (curve 1-R). Daarna werd gezorgd, dat de synchronisatie tussen geluidsprikkel en zaagtand van de oscillograaf volkomen constant bleef. Dit werd steeds voor en na iedere volgende meting gecontroleerd op de eerder aangegeven methode. Ook de intensiteit en de frequentie van de prikkel bleven hierna natuurlijk ongewijzigd. Nadat de cochlea was geëxstirpeerd en de daarvoor geopende erker was geplombeerd met een stijf wattenpropje, gedrenkt in physiologisch water, werd voor de zekerheid nagegaan, of er aan het ronde venster nog een electrisch effect was af te leiden. Dit was nooit het geval, hetgeen er op wees, dat een eventueel achter gebleven sacculus bij later verkregen electrische effecten waarschijnlijk geen rol van enige betekenis meer speelde.

Hierna werden de drie benige booggangen vlak achter de ampul gefenestreerd. De gemaakte openingen waren alle drie vrij groot en groot genoeg om de vliezige booggang er later net even door naar buiten te luxeren en door te snijden. Met de *Tullio*-reactie werd gecontroleerd of de cristae intact waren. Dan werd in elk der booggangvensters het electrische effect vóór (curve A) en na (curve B) doorsnijding van het vliezige kanaal afgeleid. De curven werden vastgelegd.

Wij trokken dan de curve B van de curve A, afgeleid in eenzelfde booggangvenster, af en verkregen zodoende drie „verschil-curven” (C curven). Wij namen als eerste afleidplaats acht keer de opening in de achterste verticale booggang, twee keer die in de voorste verticale en vier keer die in de canalis externus. Als tweede afleidplaats werd twee keer de fenestra in de canalis posterior, tweemaal die in de canalis externa, overigens steeds die in de canalis anterior, gekozen. Veel verschil maakte de volgorde niet.

Wij hebben bij acht duiven de drie booggangen geopend, voordat wij met het afleiden van „A” en „B” curven begonnen. Wij dachten aanvankelijk, dat zodoende het labyrint minder eventueel storende veranderingen zou ondergaan (op de booggangdoorsnijding na) gedurende het bepalen van de microphonische effecten. Later bleek bij de zes overige proeven, dat het successievelijk openen van de booggangen en afleiden van de electrische effecten „A” en „B” even goede, zo niet betere, uitkomsten gaf. Op deze wijze verschilden de „A” en de „B” curve namelijk meer

van elkaar, doordat geen andere cristae dan de bedoelde er een rol bij speelden. Wij gebruikten als prikkel bij onze proeven trillingen van verschillende frequenties variërend tussen 500 Hz en 1000 Hz. De intensiteit werd zo gekozen, dat geen zogenaamd „verzadigd” effect verkregen werd.

Bij tien proeven hebben wij gebruik gemaakt van een toon van de luidspreker als prikkel voor het labirynth. Bij vier proeven gebruikten wij ons trilapparaat, waarbij de phase van de spanningswisselingen van het meetspoeltje als uitgangspunt genomen werden. Met de laatste methode wisten wij dus nauwkeurig, hoe de cochlea- en crista-potentialen zich gedroegen ten opzichte van de stapesuitwijkingen (zie hoofdstuk II, f).

Resultaten en conclusies.

Na afloop van een proef vergeleken wij de curven van het cochlea-effect of het meetspoeltje (curve 1-S) met die van de verschilcurven (crista-effecten), door deze loodrecht onder elkaar te leggen (de verticale assen van het kruis op de oscillograaf vormden dan één rechte lijn). Op deze wijze konden wij de fasen vergelijken (alle effecten waren op dezelfde wijze gesynchroniseerd met de geluidstrillingen). Zo vonden wij bijvoorbeeld bij duif 742, dat op het moment van de geluidstrilling, waarop het ronde venster maximaal negatief geladen was (cochlea-effect), de cupula van de crista externa ook maximaal negatief was. De cupula van de crista posterior was op dat moment maximaal positief en die van de crista anterior bijna maximaal positief geladen.

Bij de proef met het rechter labirynth van duif 919 (zie fig. 12) constateerden wij, dat op het moment, waarop de stapes met zijn grootste snelheid binnenwaarts bewoog (curve 1-S; spoeltjes-effect maximaal positief), het ronde venster maximaal negatief geladen was (curve 1-R). Op ditzelfde ogenblik was het effect van de crista externa in zijn sterkst negatieve phase (curve 3-C) en waren die van de cristae verticales in hun sterkst positieve phase (curven 2-C en 4-C).

Van duif 903 laten wij tevens de curven in fig. 13 zien. Bij deze duif werd, zoals reeds gemeld bij de bespreking van de phase-verhoudingen van het cochlea-effect, behalve van het ronde venster ook van het ovale venster dit effect afgeleid (respect. curven 1-R en 1-O).

In de onderstaande tabel geven wij de uitkomsten van de veertien verrichte proeven.

duif	frequentie prikkeltoon (trilapparaat)	meetspoel (curve 1-S)	cochlea (ronde venster) (curve 1-R)	crista ext. (curve 3-C)	crista post. (curve 4-C)	crista ant. (curve 2-C)
886 R	1000		max. —	— (niet max.)	— (bijna max.)	+ (max.)
887 L	1000		max. —	— (niet max.)	+ (max.)	+ (bijna max.)
890 R	800		max. —	— (max.)	+ (max.)	+ (max.)
891 R	800		max. —	— (niet max.)	(onzeker)	+ (bijna max.)
901 R	700		max. —	— (max.)	(onzeker)	+ (max.)
903 L	800		O	— (max.)	+ (max.)	+ (bijna max.)
903 R (fig. 13)	900		max. —	— (max.)	+ (max.)	+ (bijna max.)
906 L	700		max. —	— (max.)	+ (niet max.)	+ (max.)
907 L	1000		max. —	— (max.)	+ (max.)	+ (bijna max.)
742 L	800		max. —	— (max.)	+ (max.)	+ (niet max.)
919 L	500	max. +	max. —	— (bijna max.)	+ (bijna max.)	+ (bijna max.)
919 R (fig. 12)	500	max. +	max. —	— (max.)	+ (max.)	+ (max.)
920 L	500	max. +	max. —	— (bijna max.)	+ (max.)	+ (bijna max.)
921 L	500	max. +	bijna max. —	(onzeker)	— (max.)	tussen + en —

Over het algemeen waren de curven van de „crista“-effecten geen zuivere sinussen en deze waren onderling verschillend van vorm, zoals wij in de weergegeven figuren zien. Daardoor is eigenlijk (wij betoogden dit reeds) geen zuivere phasevergelijking mogelijk. Wij hebben gemeend dit toch te mogen doen, omdat de methode als geheel zeker te onnauwkeurig is om de ware vorm van een crista-effect curve bij de verschilcurve te kunnen verwachten.

Bij duif 903 was aan de linker kant een maand tevoren reeds de

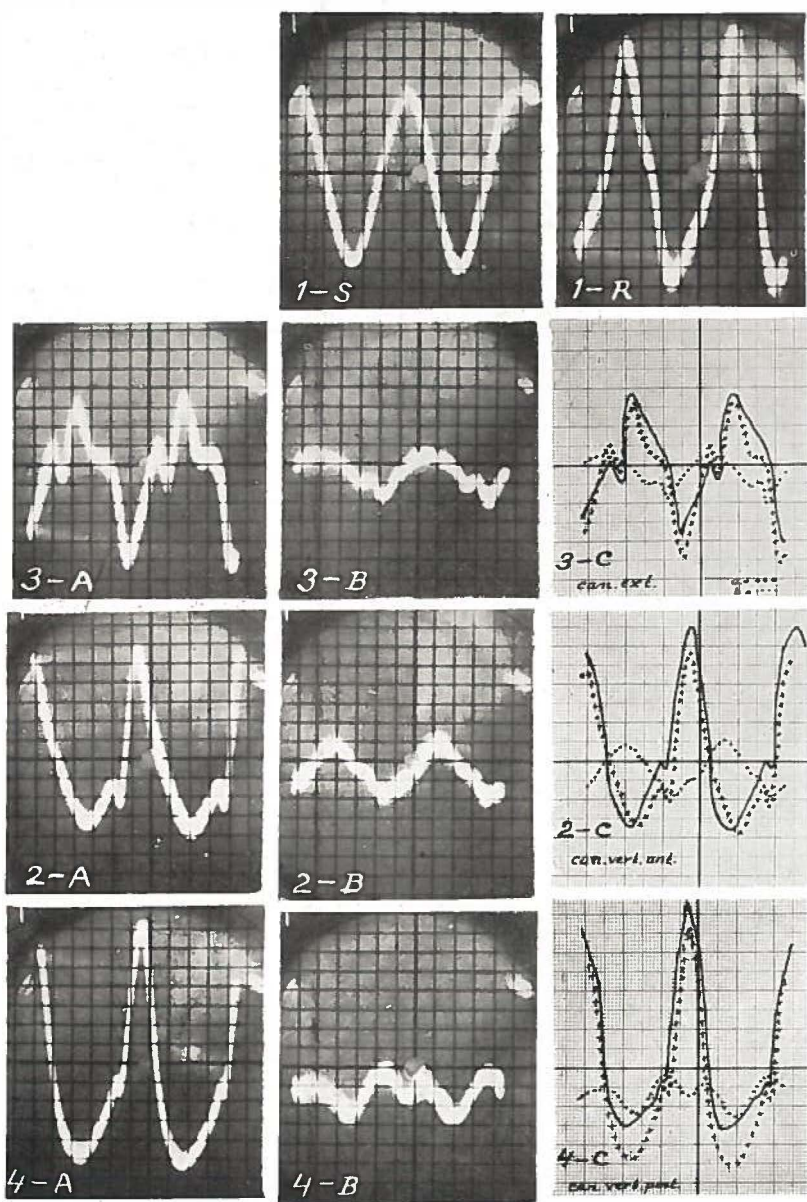


Fig. 12. Microphonische effecten en verschilcurven afgeleid bij duif 919.
 1-S = curve van de spanningswisselingen van het meespoeltje.
 1-R = curve van de spanningswisselingen van de cochlea aan het ronde venster.
 2-A, 2-B, 2-C = de A, B en C curven van de can. vert. ant.
 3-A, 3-B, 3-C = de A, B en C curven van de can. ext.
 4-A, 4-B, 4-C = de A, B en C curven van can. vert. post.
 — = C curve, + + + + = A curve, = B curve, zie verder tekst.

de voorste verticale booggang positief en die in de achterste verticale ook positief. Deze laatste drie tekens konden wij voorspellen, uitgaande van de theorie van *de Vries* (zie § 4 van dit Hoofdstuk) en de wet van *Ewald*. De tekens stemmen met wat verwacht werd overeen.

Ad 2. *Wittmaack* heeft in 1909 reeds proeven met marmotten verricht, waarbij hij door snelle rotaties van het proefdier (meer dan 2000 omwentelingen per minuut) meende de otolithen te kunnen scheiden van hun maculae. Bij microscopische contrôle bleek de otolithmembraan los van de macula te liggen. Velen hebben zich hiermee bezig gehouden. Tenslotte bleek echter, dat behalve aan de maculae ook andere beschadigingen (in het cerebrum o.a.) optraden. Men zag daarom weinig heil meer in deze methode tot „uitschakeling” van de otolithen.

Wij hebben gepoogd op een andere manier gebruik te maken van het verschil in S.G. tussen de otolithen en de deze omgevende vloeistoffen (het S.G. van een otolith is ongeveer 3; van een cupula ongeveer 1). Wij hebben gepoogd met snelle vibraties van de kop van de duif de otolithen los te slingeren. De kop werd daartoe in een kophoudertje gefixeerd op een statiefje, dat op zijn beurt op een excentriekje aan een electromotor was gemonteerd. Hiermede konden wij de kop op en neer laten trillen met uitslagen van 2-5 mm en frequenties van 200-500/sec. Zodoende werden er krachten op de otolithen uitgeoefend van circa $50 \times$ de zwaartekracht.

De ervaringen waren niet gunstig. Nadat wij 6 duiven in narcose aldus getrild hadden, hebben wij deze methode verlaten, omdat zij ons niet bruikbaar leek tot het selectief uitschakelen van de maculae. Van de 6 duiven zijn er twee direct na de ingreep gestorven. De vier anderen vertoonden nog practisch normale draaireacties (halfcirkelvormige kanalen intact!) en leken min of meer gestoord te zijn in hun waarnemingen van valbewegingen. Nadat de cochlea was geëxstirpeerd en de halfcirkelvormige kanalen waren door-gesneden, bleek er in drie van de vier gevallen nog wel een „utricleus”-effect over te zijn. Bovendien bleken er bloedingen in het cerebrum en in het labyrinth te zijn opgetreden bij drie van de zes duiven. Bij één van deze duiven leidden wij de zogenaamde „verschilcurven” af. Deze curven geleken op sinussen, doch waren, wat

de phase betreft, onderling allen te verschillend om er enige regelmaat in te vinden. Waarschijnlijk had het gruis van de otolith mechanisch één en ander bedorven.

§ 9. De solitaire crista.

Zoals reeds werd medegedeeld, is het mogelijk van de solitaire crista posterior in het booggangvenster een electrisch effect af te leiden, indien deze door een geluidstrilling wordt geprikkeld. Wij zagen ook, hoe dit effect verdwijnt (evenals de *Tullio*-reactie), zodra de vliezige achterste booggang wordt doorgesneden, of de vliezige ampul wordt blootgelegd. Wij probeerden aan verschillende kanten van de solitaire achterste ampul, zonder deze te beschadigen, het electrische effect te meten en de curven, wat vorm en phase betreft, te vergelijken. Wij maakten daartoe in de benige ampulwand en in de benige vestibulumwand vlak vóór de ampul heel kleine openingetjes, net groot genoeg om de electrodepunt in te plaatsen. Deze openingetjes moesten zeer klein zijn, omdat wij zoveel mogelijk de trillingsmogelijkheden van de cupula door het booggangvenster moesten laten bepalen (booggangvenster = uitwijkplaats van de trillingen). Zodra wij de benige ampul ergens op de welving, of onderaan ongeveer ter plaatse van de basis van de crista, openden, was het effect, dat aanvankelijk in het booggangvenster gemeten kon worden, verdwenen. Ook de *Tullio*-reactie viel met het maken van het gaatje uit. De crista was dus beschadigd, of de verhoudingen om deze te doen reageren waren verstoord. In het venstertje in de vestibulumwand kon practisch steeds een electrich effect geregistreerd worden. Voordat wij nader op de proeven, die tien duiven omvatten, ingaan, geven wij eerst een kort verslag van enkele dezer proefnemingen.

1. Bij duif 885 verkregen wij met een toon van 1000 Hz en een intensiteit van 100 db een microphonisch effect van de solitaire crista van ongeveer 50 microvolt. In het booggangvenster afgeleid was dit in tegenphase met het effect, dat werd verkregen uit een klein openingetje onder in de benige vestibulumwand, op de overgang hiervan naar de benige ampul. De *Tullio*-reactie was positief.

2. Bij duif 884 waren de effecten als bij duif 885, afgeleid van de solitaire crista posterior, *in phase*. De vorm van de curven was niet geheel identiek.

3. *Bij duif 886* werkten wij met een toon van 900 Hz, 90 db. De solitaire crista leverde een microphonisch effect van circa 30 microvolt bij afleiding met de electrode in het booggangvenster. Toen een klein openingetje in het vestibulum was gemaakt, vlak vóór de benige ampul, kregen wij bij afleiding van het elektrische effect in dit openingetje en in het booggangvenster dezelfde curve, terwijl deze beide curven ten opzichte van de eerstgenoemde iets op het scherm waren verschoven. Effecten vóór en achter de ampul waren *in phase*. De *Tullio*-reactie was niet overtuigend voor een goede functie van de crista.

4. *Bij duif 887* werkten wij met een prikkeltoon van 900 Hz, 95 db intensiteit. De solitaire crista gaf een elektrisch effect met een sinusfiguur van ongeveer 40 microvolt, dat bij afleiding met een electrode in het vestibulumgaatje in *tegenphase* was met dat, waarbij de electrode in het booggangvenster stond. De effecten waren even groot. De *Tullio*-reactie was zwak, maar bewees, dat de crista functioneerde. Nadat de electrode, bij het uithalen ervan uit de booggangopening, even in de vliezige ampul drukte, waren het elektrische effect en de *Tullio*-reactie niet meer op te wekken.

5. *Bij duif 888* verkregen wij met een toon van 900 Hz en een intensiteit van ± 90 db een solitair crista-effect van 55 microvolt, waarbij de effecten gemeten in het vestibulumgaatje vlak vóór de ampul en in het booggangvenster *in phase* en van gelijke vorm waren. De *Tullio*-reactie was duidelijk positief.

6. *Bij duif 890* bewees een fraaie *Tullio*-reactie het goed functioneren van de solitaire achterste crista. Wij werkten met een toon van 800 Hz en 90 db intensiteit. De effecten, vanuit het booggangvenster en vanuit het kleine gaatje vlak vóór de ampul in het benige vestibulum afgeleid, gaven een volkomen *gelijke vorm en phase* op het scherm te zien (40 microvolt). De *Tullio*-reactie na deze metingen was nog zeer duidelijk. Na een tijdje wachten echter werd de *Tullio*-reactie veel zwakker en waren de twee curven van het elektrische effect, afgeleid op de genoemde plaatsen, veel kleiner (15 microvolt) en elkaars omgekeerde (*tegenphase*).

Bespreking van deze proeven.

Wij kunnen bij de genoemde proeven zien, dat het zeer moeilijk is iets te zeggen omtrent de phaseverhoudingen van het elektrische

effect afgeleid aan de beide kanten van de vliezige solitaire ampulla. Wij moeten daarbij bedenken, dat wij nooit het oppervlak van de cupula of de crista tussen onze afleideselectrode en het geaarde proefdier kunnen krijgen, al namen wij aan, en leek dit ook juist, dat in een booggangvenster de spanning van het cupula-oppervlak wordt afgeleid. Het is gebleken, dat de crista te veel wordt beschadigd, indien de vliezige ampul wordt blootgelegd. Dit geldt nog meer, als de ampul wordt geopend. Wij hebben ons dus als het ware tevreden moeten stellen met het meten van spanningsverhoudingen aan de muren van een huis, waarin zich een accu bevindt. Allerlei geleidingsmogelijkheden vertroebelen daarbij de werkelijke elektrische verhoudingen. Anders was dit bij de proeven van *de Vries*, daar de cristae in het zijlijnorgaan van een vis bijna open en bloot aan de oppervlakte liggen. Hij vond toch, dat het oppervlak van de cupula overal in dezelfde phase verkeerde en dat de zintuigcellen onder de cupula hiermede in tegenphase waren. Ook bij het afleiden van het cochlea-effect bevinden ronde en ovale venster zich netjes aan twee kanten van de zintuigcellen en de cupula.

Hoewel wij uit onze proeven met de solitaire crista niets willen concluderen, willen wij het volgende opmerken.

1. In het vestibulum heerst soms dezelfde phase als in het booggangvenster, soms tegenphase. Dit lijkt af te hangen van het feit, of wij onze elektrode dicht bij het cupula oppervlak dan wel dicht bij de zintuigcellen plaatsen. Dit „dicht bij” is een kwestie van betere geleiding, niet van plaats. Ook een verklaring als bij duif 890 is mogelijk (zie 2).

2. Bij duif 890 waren aanvankelijk de effecten afgeleid in het vestibulumgaatje en in het booggangvenster in phase, later in tegenphase. De *Tullio*-reactie bewees het eerst goed, later minder goed, functionneren van de crista. Dit geeft de indruk, dat een gestoorde crista gepaard gaat met tegenphase.

Hoewel wij ons met dit al op speculatief terrein begeven hebben, menen wij toch, dat onze bevindingen niet in tegenspraak met de eerder genoemde ervaringen van *de Vries* behoeven te zijn.

Of de „petale” of „fugale” endolympe bewegingen een positieve of negatieve spanning aan het ampul oppervlak geven, probeerden wij na te gaan met ons trilapparaat. De spanningswisselingen van

de solitaire crista posterior (afgeleid in het booggangvenster) bleken bij vijf verschillende proeven, wat betreft hun phaseverhoudingen ten opzichte van die van het meetspoeltje, dermate inconstant te zijn, dat wij hieruit geen conclusie konden trekken.

Wij kunnen slechts vermoeden, dat de grote veranderingen aan het labyrinth aangebracht deze inconstante verhoudingen veroorzaken.

SAMENVATTING.

In dit proefschrift worden nadere onderzoeken beschreven over microphonische effecten in het labyrinth van de duif.

Het cochlea-effect was reeds bekend sinds 1930 (*Wever en Bray*). Nadat *Bleeker en de Vries* in 1948 bij de duif ontdekten, dat van de pars superior van het labyrinth ook dergelijke potentiaalwisselingen kunnen worden afgeleid, opende zich een nieuw arbeidsterrein. Dit elektrische effect leek afkomstig te zijn van de crista in een geopende booggang en werd daarom het microphonische crista-effect genoemd. Ook *van Eyck* heeft zich intensief met dit verschijnsel bezig gehouden. Hij heeft vele waarnemingen uit ons laboratorium bevestigd en beschreef nieuwe resultaten.

Reeds bij de proeven van *Bleeker en de Vries* rees de vraag, in hoeverre de crista van een betrokken booggang als enige oorsprong voor het elektrische effect kon worden beschouwd. Tot een analyse hiervan kwamen zij niet. Wel leek het mogelijk, dat de utriculus toch ook een rol speelde. *Pumphrey* en anderen hadden reeds aangetoond, dat de maculae in het vestibulairorgaan bij vissen en reptielen met een microphonisch effect kunnen reageren.

Bij de voortzetting van de onderzoeken over de labyrinth-effecten hebben wij ons dan ook allereerst afgevraagd, of met zekerheid kon worden uitgemaakt, welke structuren van het vestibulairorgaan in een bepaald geval verantwoordelijk zijn voor het dan gevonden elektrische effect.

De *Tullio*-reactie heeft ons hierbij belangrijke diensten kunnen bewijzen. Het is namelijk zeer goed mogelijk hiermede vast te stellen, of een bepaalde crista al dan niet geprikkeld wordt en of deze wel of niet functioneert. Na de proeven van *Huizinga*, over de uitwerking van doorsnijding van een vliezige booggang op de *Tullio*-reactie, staat vast, dat door een dergelijke ingreep de bijbehorende crista (en alléén deze) wordt uitgeschakeld. Proeven met het achterste verticale kanaal leerden, dat doorsnijding van een vliezige booggang hetzelfde betekent, als exstirpatie

van de ampul. Het is namelijk mogelijk de achterste ampul te verwijderen zonder de rest van het labyrinth noemenswaard te beschadigen. Met de voorste twee ampullen is dat niet het geval.

Allereerst bleek ons bij een veertigtal proeven, dat het elektrische effect, dat in een gefenestreerde booggang van een cochlea-loze duif bepaald kan worden, niet verdwijnt, wanneer de vliezige booggang doorgesneden wordt, of de ampul van deze booggang verwijderd wordt (achterste verticale ampul). Daaruit werd geconcludeerd, dat dit in tweede instantie afgeleide effect afkomstig moest zijn van een ander orgaantje dan een crista ampullaris. Omdat bij de cochlea-exstirpatie meestal ook de sacculus te gronde was gegaan, kwam hiervoor slechts de utriculus in aanmerking. Het „utriculus-effect" bleek inderdaad direct te verdwijnen, indien met een fijn haakje de macula utriculi werd aangeraakt, of de otolith naar buiten werd gehaald.

Dat bij *Bleeker's* proeven het crista-effect practisch steeds verdween na sondage van de benige ampul, moet als oorzaak gehad hebben, dat hierbij ook de utriculus vernield werd.

Na doorsnijding van een vliezige booggang (of exstirpatie van een ampul) verdwijnt het microphonische effect niet, zoals wij meldden, maar wel verandert de vorm en de grootte van de curve ervan op het oscillograaphscherm. Evenals verschillende ervaringen van *Bleeker*, pleit dit voor het bestaan van een zuiver crista-effect.

Het is in veertien gevallen gelukt alle zintuigvlekken uit het labyrinth op de crista posterior na te verwijderen en dan nog een electrisch effect van deze crista af te leiden en een typische *Tullio*-reactie hiervan op te wekken.

Indien hierna de vliezige booggang werd doorgesneden, de ampul werd blootgelegd of geëxstirpeerd, was het electrische effect, evenals de *Tullio*-reactie, verdwenen. Hiermede menen wij te hebben bewezen, dat een crista ampullaris met een microphonisch effect kan reageren.

Bij een drietal duiven met een reagerende „solitaire" crista (op de ampulla posterior na werd hierbij dus de gehele labyrinth-inhoud verwijderd) werd microscopische contrôle van het labyrinth verricht. Hierbij werd telkens een crista posterior van normaal uiterlijk gevonden, terwijl de overige zintuigvlekken steeds

goed verwijderd bleken te zijn. Verschillende andere interessante ervaringen bij deze microscopische contrôle worden in dit proefschrift uitvoerig beschreven.

Na deze bevindingen hebben wij ons met phaserelaties tussen prikkel en electrisch effect bezig gehouden. Hiertoe gebruikten wij als prikkel: a. een geluidstrilling verkregen met een toongenerator; b. de trilling van een speciaal daarvoor ontworpen trilapparaat, waarvan de trilstang aan het trommelvees werd bevestigd; c. bij de cochlea de „clic”. Wij gingen eerst na hoe het met de verhoudingen aan de cochlea gesteld was. Hiermede konden wij de reeds bekende proeven van *Davis* en anderen bevestigen. Wij stelden nogmaals vast, dat het ronde venster van een geprikkelde cochlea electrisch in tegenphase verkeert met het ovale venster en dat het eerste maximaal negatief geladen is (ten opzichte van het geaarde proef-dier) op het moment, dat de stapes de grootste snelheid in binnenwaartse richting heeft. Doordat, zoals boven beschreven, in een geopende booggang steeds een *gecombineerd* effect van één of meer cristae en de utriculus wordt afgeleid, moesten wij ter bepaling van de phaseverhoudingen tussen prikkel en crista-effect een kunstgreep toepassen. Wij gingen van de, ons inziens gemotiveerde, veronderstelling uit, dat de electrische effecten, afgeleid vóór en na doorsnijding van een vliezig kanaal, slechts verschillen door het uitvallen van de crista-activiteit. De bedoelde twee effecten gaven op het scherm van de oscillograaf hun eigen curve. Van deze curven construeerden wij een verschilcurve, waarin het microphonisch crista-effect te zien was. Wij konden, na allerlei voorzorgen getroffen te hebben, in één en dezelfde proef op deze wijze de curven van de drie crista-effecten bepalen en deze, wat phase betreft, met het cochlea-effect of met de spanningswisselingen, afgeleid van het trilapparaat, vergelijken. Met de veertien aldus verrichte proeven hebben wij aangetoond, dat de (volgens de wet van *Ewald* en de theorie van *de Vries*) te verwachten uitkomsten inderdaad te voorschijn kwamen. Wij vonden namelijk, dat op het moment van de grootste binnenwaartse snelheid van de columella (ronde venster maximaal negatief) de crista externa een maximaal negatieve spanning heeft en dat op dat ogenblik de cristae in de verticale kanalen maximaal positief geladen zijn.

SUMMARY.

In this thesis closer investigations into microphonic effects in the labyrinth of the pigeon are described.

The microphonic effect of the cochlea had been known since 1930 (*Wever and Bray*). When in 1948 *Bleeker and de Vries* discovered that it was also possible to deduce differences in potential from the pars superior of the labyrinth of the pigeon, a new field of activity opened. This electric response seemed to have its origin in the crista in an opened semi-circular canal and was therefore called the microphonic effect of the crista. *Van Eyck* too, intensively occupied himself with this phenomenon. He affirmed many observations made in our laboratory and described new results.

The experiments made by *Bleeker and de Vries* already raised the question how far the crista, of a semi-circular canal concerned, could be considered as the only origin of the electric effect. They did not arrive at an analysis of this fact but it did seem possible that the utricle also played a part. *Pumphrey* and others had already shown that the maculae in the vestibular organs of fish and reptiles may also react with a microphonic effect.

When continuing the investigations, concerning the labyrinthine responses, the first thing we asked ourselves was whether it was possible to find out with certainty which structures of the vestibular organ are responsible for the electric effect found in a certain case.

Tullio's reaction has been very helpful in this respect, as it enables us to state whether a certain crista is or is not stimulated and whether it does or does not function. After the experiments made by *Huizinga*, concerning the effect of severing a membranous semi-circular canal on *Tullio's* reaction it is an established fact that an operation of this kind eliminates the crista belonging to it (and only this one). Experiments on the posterior vertical canal taught us that severing a membranous semi-circular canal is equivalent to the extirpation of the ampulla. For it is possible

to remove the posterior ampulla, without damaging the rest of the labyrinth to any extent. With the lateral and anterior ampullae this is not so.

In the first place it appeared to us from c. 40 experiments that the electric effect, which can be determined in a fenestrated semi-circular canal of a pigeon without a cochlea, does not disappear when the membranous semi-circular canal is severed or its ampulla is removed (posterior vertical ampulla). From these facts it was concluded that this effect, deduced in the second instance, must have its origin in an other organ than an ampullar crista. As with the extirpation of the cochlea the saccule had usually been destroyed, only the utricle remained to be considered. Indeed the response of the utricle proved to disappear immediately if the macula utriculi was touched with a fine hook or when the otolith was drawn out.

The fact that in *Bleeker's* experiments the response of the crista nearly always disappeared when the bony ampulla was sounded must have been due to the circumstance that the utricle was destroyed at the same time.

When a membranous semi-circular canal is severed (or an ampulla is extirpated) the microphonic effect does not disappear, as we said, but the shape and size of the graph on the oscillographic screen do change. Just as various experiences of *Bleeker* this tells strongly in favour of the existence of a pure action of the crista.

In fourteen cases we succeeded in removing all sensory maculae from the labyrinth, except the crista posterior, and in deducing an electric effect from this crista and causing a typical *Tullio's* reaction.

When afterwards the membranous semi-circular canal was severed and the ampulla was laid open or extirpated, the electric response, as well as *Tullio's* reaction, had disappeared. With this fact we consider to have proved that a crista ampullaris can react with a microphonic effect.

On three pigeons with a reacting „solitary“ crista (so their whole labyrinthine content except the ampulla posterior was removed) a microscopic verification of the labyrinth was performed. Each time a crista posterior of normal appearance was

found, whereas the other sensory maculae always proved to be thoroughly removed. Various other interesting experiences within this microscopic verification are extensively described in this thesis.

After these experiences we occupied ourselves with the phase-relation between stimulus and electric effect. For this purpose we used as stimuli: a) a sound-vibration produced by means of a sound-generator; b) the vibration of a vibration-apparatus especially designed for this purpose of which the vibrating-rod was fastened to the tympanic membrane; c) for the cochlea the „clic". First we investigated the relations in the cochlea. We were able to affirm the known experiments of *Davis* and others. We stated once more that the round window of a stimulated cochlea is in an electric counter-phase with the oval window and that the former has its maximum negative charge (in relation to the earthed test-animal) on the moment that the stapes has its maximum inward-velocity. Owing to the fact that, as we described above, in an opened semi-circular canal it is always a *combined* effect of one or more cristae and the utricle which is deduced, we had to use an artifice in order to determine the phase-relations between the stimulus and the effect of the crista. We started from the supposition, from our point of view a well-founded one, that the electric responses, deduced before and after the severing of a membranous semi-circular canal are only different owing to the elimination of the activity of the crista. The two effects meant gave their own graphs on the screen of the oscillograph. From these graphs we constructed a differential graph, in which the microphonic effect of the crista was visible. With a lot of precautions we were able to determine in this way in one and the same experiment the graphs of the three effects of the crista and to compare them, concerning their phase, with the response of the cochlea or the differences in tension deduced from the vibration-apparatus. With the fourteen experiments performed in this way we have shown that the results that were to be expected (according to *Ewald's* law and *de Vries' theory*) did indeed appear. We found that on the moment of the highest inward velocity of the columella (round window maximum negative charge) the crista externa has a maximum negative tension and that at that moment the cristae in the perpendicular canals have their maximum positive charge.

RÉSUMÉ.

Dans cette thèse on a décrit des recherches des plus précises sur les effets microphoniques dans le labyrinthe du pigeon.

Depuis 1930, déjà, on connaissait l'effet cochléaire (*Wever et Bray*). Un nouveau terrain de recherches a été ouvert depuis que, en 1948, *Bleeker et de Vries* eurent découvert que, chez le pigeon, de semblables changements de potentiel pouvaient être dérivés de la partie supérieure du labyrinthe. Cet effet électrique semble provenir de la crête dans un canal semi-circulaire ouvert et est dénommé, à cause de cela, effet microphonique de la crête. *Van Eyck* s'est, lui aussi, occupé intensivement de ce phénomène. Il a confirmé beaucoup d'observations de notre laboratoire et décrit de nouveaux résultats.

La question de savoir à quel point la crête d'un canal semi-circulaire intéressé pouvait être considéré comme unique origine de l'effet électrique, s'éleva, déjà, au cours des essais de *Bleeker et de Vries*. Ils ne parvinrent pas à l'analyser. Ce qui pourtant semblait bien possible, c'était que l'utricule jouât aussi un rôle. *Pumphrey* et d'autres avaient déjà démontré que les macules dans l'organe vestibulaire chez les poissons et chez les reptiles peuvent réagir par un effet microphonique.

Aussi nous sommes nous, tout d'abord, demandé lors de la poursuite de nos recherches sur les effets du labyrinthe, si l'on pouvait, en toute certitude, déterminer quelles sont les structures de l'organe vestibulaire qui, dans un cas donné, sont responsables de l'effet électrique trouvé alors.

La réaction de *Tullio* nous a rendu, en cela, d'importants services. Il est, en effet, bien possible de constater si une certaine crête a déjà irritée ou non, et si elle fonctionne ou non. Après les essais de *Huizinga* sur l'effet du sectionnement d'un canal semi-circulaire membraneux avec la réaction de *Tullio*, il est certain que, par une telle ingérence la crête y attenant (et celle-là seulement) sera éliminée. Des essais sur le canal vertical le plus reculé, nous ont appris que la coupe d'un canal semi-circulaire équivalait à la

même chose que l'extirpation de l'ampoule. Il est, en effet, possible d'enlever l'ampoule postérieure sans endommager sensiblement le reste du labyrinthe. Pour les deux ampoules antérieures ce n'est pas le cas.

Tout d'abord il nous parut, après une quarantaine d'essais, que, dans un canal semi-circulaire fenestré d'un pigeon privé de cochlée, l'effet électrique peut être nettement défini et ne disparaît que lorsque le canal semi-circulaire a été sectionné, ou que l'ampoule de ce canal semi-circulaire a été éliminée (ampoule verticale postérieure). De cela on a conclu que cet effet, dérivé en seconde instance, doit émaner d'un autre petit organe, et non d'une crête ampulaire. Et comme la plupart du temps l'extirpation de la cochlée provoque la destruction du saccule, seul l'utricule entrerait encore en considération. Effectivement, il apparaît que l'effet utriculaire disparaissait immédiatement si on touchait la macule de l'utricule avec un fin crochet ou si on avait sorti l'otolith.

Que les essais de *Bleeker* aient montré que l'effet de la crête, pratiquement, disparaissait toujours après un sondage de l'ampoule osseuse, doit avoir eu pour cause que dans ce cas là l'utricule avait été également détruit.

Après le sectionnement d'un canal semi-circulaire membraneux (ou après l'extirpation d'une ampoule) l'effet microphonique ne disparaît pas, comme nous l'avons mentionné, mais sa forme et la grandeur de sa courbe sur l'écran de l'oscillographe changent. De même que différentes expériences de *Bleeker*, ceci milite en faveur de l'existence d'un pur effet de la crête.

On a réussi, en quatorze cas, à enlever du labyrinthe tous les organes sensoriels, sauf la crête postérieure, et à obtenir encore après cela un effet électrique de cette crête et d'en éveiller une réaction de *Tullio* très caractéristique.

Si, ensuite, le canal semi-circulaire membraneux a été sectionné, si on a découvert l'ampoule, ou q'on l'ait éliminé, l'effet électrique et la réaction de *Tullio* disparaissent. Nous pensons avoir ainsi prouvé q'une crête ampulaire peut réagir par un effet microphonique.

Sur trois pigeons à crête „solitaire” réagissante (donc tout le contenu du labyrinthe, sauf l'ampoule postérieure a été éliminé) on a exercé un contrôle microscopique du labyrinthe. Grâce à ce

moyen on trouva, à chaque instant, une crête postérieure d'apparence normale, alors que le reste des organes sensoriels semblait être toujours bien éliminé. Différentes autres recherches expérimentales très intéressantes, au cours de ce contrôle microscopique ont été décrites en détail dans cette thèse.

Après ces résultats nous nous sommes occupés des relations des phases entre la stimulation et l'effet électrique. Nous avons employé pour cela comme stimulus: a) une vibration sonore obtenu au moyen d'un hétérodine à battement. b) la vibration d'un appareil vibratoire créé pour ce but et dont la tige de vibration est fixé au tympan. c) pour la cochlée le „clic”. Nous cherchâmes d'abord quelles étaient les réactions de la cochlée. Nous pûmes de cette manière confirmer les essais bien connus de *Davis* et autres. Nous constatâmes encore une fois que la fenêtre ronde d'une cochlée irritée se trouve électriquement en phase contraire avec la fenêtre ovale, et que la première est chargée négativement au maxium, au moment où le stapes a la plus grande vitesse vers l'intérieur. Par le fait que, comme il a été décrit plus haut, dans un canal semi-circulaire ouvert, un effet combiné est toujours dérivé d'une ou de plusieurs crêtes et de l'utricule, nous dûmes employer un artifice pour déterminer les relations des phases entre l'irritation et l'effet de la crête. Nous étions partis, selon nous avec raison, de la croyance que les effets électriques dérivés, avant et après le sectionnement d'un canal membraneux, ne diffèrent que par la suppression de l'activité de la crête. Les deux effets en question donnaient sur l'écran de l'oscillographe leur propre courbe. De ces deux courbes nous construisîmes une courbe différentielle, sur laquelle l'effet microphonique de la crête était visible. Après avoir pris toute sorte de précautions, nous pûmes de cette manière, dans le même et unique essai déterminer les courbes des trois effets des crêtes et les comparer, en ce qui concerne la phase, avec l'effet cochléaire ou avec les changements de tension dérivés de l'appareil vibratoire.

Avec ces 14 essais nous avons démontré que les résultats que (selon la loi de *Ewald* et la theorie de *de Vries*) on pouvait tendre, furent atteints. Nous avons trouvé, en effet, qu'au moment de la plus grande vitesse vers l'intérieur de la columella (fenêtre ronde au maximum négatif), la crête externe a une tension négative maximale et qu'à cet instant les crêtes dans les canaux verticaux sont chargées positivement au maximum.

ZUSAMMENFASSUNG.

In dieser Dissertation werden über mikrophonische Effekte im Labyrinth der Taube nähere Untersuchungen beschrieben.

Der Kochlea-Effect war seit 1930 bereits bekannt (*Wever* und *Bray*). Nachdem *Bleeker* und *de Vries* im Jahre 1948 bei der Taube entdeckten, daß von der Pars superior des Labyrinthes auch solcher Potentialwechsel abgeleitet werden kann, eröffnet sich ein neues Arbeitsfeld. Es zeigte sich, daß dieser elektrische Effekt von der Crista in einem geöffneten Bogengang herrührte, und er wurde daher der mikrophonische Crista-Effekt genannt. Auch *van Eyck* hat sich intensiv mit dieser Erscheinung beschäftigt; er bestätigte viele Fälle aus unserem Laboratorium und er beschrieb neue Resultate.

Bereits bei den Versuchen *Bleeker's* und *de Vries'* erhob sich die Frage, inwieweit die Crista eines bezogenen Bogenganges als einziger Ursprung für den elektrischen Effekt betrachtet werden konnte. Zu einer Analyse dieser Frage gelangten sie nicht, wenn es auch möglich schien, daß der Utriculus doch auch eine Rolle spielte. *Pumphrey* und Andere wiesen bereits nach, daß die Maculae im Vestibularorgan bei Fischen und Reptilien mit einem mikrophonischen Effekt reagieren können.

Bei der Fortsetzung der Untersuchungen über die Labyrintheffekte fragten wir uns denn auch zunächst, ob mit Sicherheit entschieden werden konnte, welche Strukturen des Vestibularorgans in einem bestimmten Fall für den dann gefundenen elektrischen Effekt haftbar sind.

Die *Tullio*-Reaktion hat uns hierbei nicht unbedeutende Dienste beweisen können. Er ist nämlich sehr gut möglich, mit dieser Reaktion festzustellen, ob eine bestimmte Crista gereizt oder nicht gereizt wird und ob diese funktioniert oder nicht funktioniert. Nach den Versuchen *Huizinga's* über die Wirkung der Durchscheidung eines häutigen Bogenganges auf die *Tullio*-Reaktion steht fest, daß die zugehörige Crista (und nur diese) durch einen

derartigen Eingriff ausgeschaltet wird. Versuche mit dem hinteren senkrechten Kanal lehrten, daß Durchschneidung eines häutigen Bogenganges dasselbe bedeutet wie Exstirpation der Ampulle. Es erweist sich nämlich als möglich, die hinterste Ampulle zu entfernen, ohne den Rest des Labyrinthes nennenswert zu beschädigen. Mit den vorderen beiden Ampullen ist dies nicht der Fall.

Zunächst stellte sich bei vierzig Versuchen heraus, daß der elektrische Effekt, der in einem fenestrierten Bogengang einer kochlealosen Taube bestimmt werden kann, nicht verschwindet, sobald der häutige Bogengang durchschnitten wird oder sobald man die Ampulle dieses Bogenganges entfernt (hintere senkrechte Ampulle). Hieraus wurde gefolgert, daß dieser in zweiter Instanz abgeleiteter Effekt von einem anderen Organ wie einer Crista ampullaris herrühren mußte. Da bei der Kochlea-Exstirpation meistens auch der Sacculus zugrundegegangen war, kam hierfür nur der Utriculus in Betracht. Es zeigte sich, daß der „Utriculus-Effekt“ in der Tat unmittelbar verschwand, wenn die Macula utriculi mit einem feinen Häkchen berührt oder der Otolith hervorgeholt wurde.

Die Tatsache, daß der Crista-Effekt bei den Versuchen *Bleeker's* praktisch immer nach Sondage des Inhaltes der knöchernen Ampulle verschwand, muß als Ursache gehabt haben, daß hierbei auch die Utriculus zerstört wurde.

Nach Durchschneidung eines häutigen Bogenganges (oder Exstirpation einer Ampulle) verschwindet der mikrophonische Effekt zwar nicht, wie wir berichteten; wohl aber ändert sich die Form und die Größe der Kurve desselben auf dem Oszillographenschirm. Ebenso wie mehrere Erfahrungen *Bleeker's* spricht dies für das Bestehen eines reinen Crista-Effektes.

Es gelang in vierzehn Fällen alle Sinnesflecke, bis auf die Crista posterior, zu entfernen und dann noch einen elektrischen Effekt von dieser Crista abzuleiten und eine charakteristische *Tullio*-Reaktion derselben auszulösen. Falls hiernach der häutige Bogengang durchgeschnitten, die Ampulle freigelegt oder diese extirpiert wurde, waren sowohl der elektrische Effekt als die *Tullio*-Reaktion verschwunden. Hiermit glauben wir bewiesen zu haben, daß eine Crista ampullaris mit einem mikrophonischen Effekt reagieren kann.

Bei drei Tauben mit einer reagierenden „solitären“ Crista — außer der Ampulla posterior wurde somit hierbei der gesamte Labyrinthinhalt beseitigt — wurde mikroskopische Kontrolle des Labyrinthes vorgenommen. Hierbei wurde jedesmal eine Crista posterior gefunden, deren Äußeres normal war, während die übrigen Sinnesflecke stets gut beseitigt waren. Ferner werden mehrere andere interessante Erfahrungen bei dieser mikroskopischen Kontrolle in dieser Dissertation ausführlich beschrieben.

Nach diesen Befunden haben wir uns mit Phasenrelationen zwischen Reiz und elektrischen Effekt beschäftigt. Folgendes benutzten wir als Reiz: a. eine mittels eines Tongenerators erhaltene Schallschwingung; b. Eine Schwingung eines speziell zu diesem Zwecke entworfenen Schwingungsapparates, dessen Vibrierstange an das Trommelfell befestigt wurde; und c. bei der Cochlea den „Clic“. Wir verfolgten zunächst, wie es mit den Verhältnissen an der Cochlea bestellt war. Hiermit konnten wir die bereits bekannten Versuche *Davis* und Anderer bestätigen. Wir konstatierten nochmals, daß das runde Fenster einer gereizten Cochlea sich elektrisch in Gegenphase mit dem ovalen Fenster befindet und daß ersteres maximal negativ geladen ist (in bezug auf das geerdete Versuchstier), in dem Augenblick, in welchem der Stapes die größte Geschwindigkeit in der Einwärtsrichtung hat. Da, wie oben beschrieben, in einem geöffneten Bogengang stets ein *kombinierter* Effekt von einer Crista oder mehreren Cristae und von dem Utriculus abgeleitet wird, mußten wir zwecks Bestimmung der Phasen-Verhältnisse zwischen Reiz und Crista-Effekt einen Kunstgriff anwenden. Der Verfasser ging von der seines Erachtens begründeten Annahme aus, daß sich die elektrischen Effekte — abgeleitet vor und nach Durchschneidung eines häutigen Kanals — nur durch das Ausfallen der Crista-Aktivität von einander unterscheiden. Die beschriebenen zwei Effekte gaben auf dem Schirm des Oszillographen ihre eigene Kurve. Indem diese Kurven von einander abgezogen werden, erhält man eine Unterschiedskurve, in welcher diejenige des mikrophonischen Crista-Effektes zu sehen sein soll. Nachdem allerlei Vorsichtsmaßnahmen getroffen waren, konnten auf diese Weise in einem und demselben Versuch die Kurven der drei Crista-Effekte bestimmt und diese, was die Phase betrifft, mit dem Cochlea-Effekt oder mit dem Spannungswechsel, abgelei-

tet vom Schwingungsapparat, verglichen werden. Mit den vierzehn auf diese Weise ausgeführten Versuchen glaubt der Verfasser bewiesen zu haben, daß die laut dem *Ewaldschen* Gesetze und der *de Vriesschen* Theorie zu erwartenden Resultate zutreffen. Es wurde nämlich gefunden, daß im Augenblick der größten einwärts gerichteten Geschwindigkeit der Columella (rundes Fenster maximal negativ) die Crista externa eine maximal negative Spannung hat und daß dann die Cristae in den senkrechten Kanälen maximal positiv geladen sind.

LITERATUURLIJST.

- Adrian E. D.; *Journal of Physiology* 101-389-1943.
- Adrian E. D., Craik K. J. W., Sturdy R. S.; *Proceedings of the Royal Society of London* 125-435-1938.
- Ashcroft D. W., Hallpike C. S.; *Journal of Lar. and Otol.* 49-450-1934.
- Békésy G. von; *Pflügers Archiv* 236-59-1935.
- Benjamins C. E.; *Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. f. d. Krankh. d. Luftwege* 68-101-1913.
- Benjamins C. E., Huizinga E.; *Pflügers Archiv* 217-106-1927.
- Benjamins C. E., Huizinga E.; *Pflügers Archiv* 221-104-1928.
- Berthold E.; *Archiv f. Ohrenheilk.* 9-77-1875.
- Bleeker J. D. J. W.; *Acad. Proefschrift Groningen* 1949.
- Bleeker J. D. J. W., Vries Hl. de; *Acta Oto-Laryngol.* 37-289-1949.
- Breuer J.; *Ueber das Gehörorgan der Vogel*, Wien 1907.
- Breuer J.; *Pflügers Archiv* 44-135-1889.
- Culler E. A.; *Annals of Otol., Rhinol. and Laryngol.* 44-807-1935.
- Davis H.; *Journ. of the Acoust. Soc. of America* 6-205-1935.
- Davis H., Derbyshire A. J., Lurie M. H., Saul L. J.; *Am. Journ. of Physiol.* 107-311-1934.
- Davis H., Gernandt B. E., Riesco Mac Lure J. S.; *Journ. of Neurophysiol.* 13-73-1950.
- Davis H., Saul L. J.; *Science* 74-205-1931.
- Davis H., Saul L. J.; *Am. Journ. of Physiol.* 101-28-1932.
- Davis H., Derbyshire A. J., Kemp E. H., Lurie M. H., Upton M.; *Journ. of General Psychol.* 12-251-1935.
- Dohlman G.; *Acta Oto-Laryngol.* 15-324-1931.
- Dohlman G.; *Acta Oto-Laryngol.* 22-306-1935.
- Eunen A. J. H. van; *Academisch Proefschrift Groningen* 1942.
- Eyck M. van; *Archiv. Internat. de Physiol.* 57-434-1950.
- Eyck M. van; *Archiv. Intern. de Physiol.* 57-231-1949.
- Eyck M. van; *Acta Oto Rhino Laryngol. Belgica* 3-459-1949.
- Eyck M. van; *Voordracht Collegium O.R.L.A.S. Rome* 1950.
- Ewald J. R.; *Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus Octavus*, Wiesbaden 1893.
- Frisch K. von; *Zeitschr. f. vergl. Physiologie* 25-703-1938.
- Groebbels F.; *Pflügers Archiv* 214-721-1926.
- Groebbels F., Never H. E.; *Handb. der Biol. Arbeitsmethoden*, E. Abderhalden V-1265-1937.
- Guild St. R.; *Laryngoscope* 47-365-1937.
- Guttman J., Barrera S. E.; *Am. Journ. of Physiol.* 109-704-1934.
- Hallpike C. S., Rawdon Smith A. F.; *Annals of Otol. Rhinol. and Laryngol.* 46-976-1937.
- Hinnen A. B.; *Acad. Proefschrift Leiden* 1939.
- Howe H. A.; *Am. Journ. of Physiol.* 111-187-1935.

- Huizinga E.; Pflügers Archiv 217-105-1927.
 Huizinga E.; Pflügers Archiv 224-569-1930.
 Huizinga E.; Pflügers Archiv 226-709-1931.
 Huizinga E.; Pflügers Archiv 229-441-1932.
 Huizinga E.; Pflügers Archiv 231-526-1933.
 Huizinga E.; Acta Oto-Laryngol. 20-76-1934.
 Huizinga E.; Acta Oto-Laryngol. 24-82-1936.
 Huizinga E.; Pflügers Archiv. 237-494-1936.
 Ledoux A.; Acta Oto-Rhino Laryngol. Belg. 3-335-1949.
 Ledoux A.; Acta Oto-Laryngol. Supplement LXXVIII.
 Löwenstein O., Roberts T. D. M.; Nature 162-852-1948.
 Löwenstein O., Sand A.; Journ. of Physiol. 99-89-1941.
 Maier M., Lion H.; Pflügers Archiv 187-47-1921.
 Pumphrey R. J.; Nature 143-898-1939.
 Ranke O. F.; Die Gleichrichter Resonanztheorie, München 1931.
 Retzius C. E.; Das Gehörorgan der Wirbeltiere II, Stockholm 1884.
 Ross D. A.; Journ. of Physiol. 86-117-1936.
 Spamer C.; Pflügers Archiv 21-479-1880.
 Steinhausen W.; Zeitschr. f. Hals-Nasen- u. Ohrenheilk. 29-211-1931.
 Steinhausen W.; Pflügers Archiv 232-500-1933.
 Stevens S. S., Davis H.; Hearing, Nw. York 1938.
 Tullio P., Jellinek A.; Handb. der Biol. Arb. Methoden, Abderhalden V-1175-1937.
 Vries Hl. de; Acta Oto-Laryngol. 37-218-1949.
 Vries Hl. de; Experientia 4-205-1948.
 Vries Hl. de, Bleeker J. D. J. W.; Acta Oto-Laryngol. 37-298-1949.
 Werner Cl. F.; Das Labyrinth, Leipzig 1940.
 Wever E. G., Bray C. W.; Science 71-215-1930.
 Wever E. G., Bray C. W.; Journ. of Comp. Psychol. 22-352-1936.
 Wittmaack K.; Verhandl. der Deutsch. Otol. Gesellschaft 18-150-1909.
 Zotterman IJ; Journ. of Physiol. 102-313-1943.

